AUS DEM ZOOLOGISCHEN INSTITUT DER UNIVERSITÄT LEIPZIG

# DIE FACETTENAUGEN DER ORTHOPTEREN UND TERMITEN

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
DER HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT LEIPZIG

VORGELEGT

VON

**HERMANN JORSCHKE**
AUS MARKKLEEBERG

ACAD.
LUGD. BAT.
BIBL.

LEIPZIG UND BERLIN
WILHELM ENGELMANN
1914

Angenommen von der III. Sektion auf Grund der Gutachten der Herren Chun und Pfeffer. Leipzig, den 19. Dezember 1913. Der Procancellar Kirchner.

(Sonderabdruck aus: »Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie.« Bd. CXI, 2. Heft)

MEINER LIEBEN MUTTER

UND

DEM ANDENKEN MEINES VATERS

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547026_0007

## Inhalt.


Seite

Einleitung . . . . . 154
Material und Technik . . . . . 155
Morphologischer Teil.
I. Die Facettenaugen der Orthopteren.
A. Dermaptera.
1. Holodermaptera . . . . . 158
Geschichtliches . . . . . 158
*Forficula auricularia* L. . . . . 159
2. Dermodermaptera . . . . . 170
*Hemimerus talpoides* Walk. . . . . 170
B. Blattodea.
Geschichtliches . . . . . 172
*Stylopyga orientalis* L. . . . . 174
*Phyllodromia germanica* L. . . . . 175
*Ectobia lapponica* L. . . . . 177
C. Mantodea.
Geschichtliches . . . . . 178
*Mantis religiosa* L. . . . . 179
D. Phasmodea
Geschichtliches . . . . . 184
*Dixippus morosus* Br. . . . . 185
E. Saltatoria.
1. Acridiidae . . . . . 187
Geschichtliches . . . . . 187
*Psophus stridulus* L. . . . . 188
*Caloptenus italicus* L. . . . . 189
2. Locustidae . . . . . 193
Geschichtliches . . . . . 193

Seite
*Locusta viridissima* L. . . . . 196
*Thamnotrizon chabrieri* Charp. . . . . 200
*Troglophilus cavicola* Koll. . . . . 204
3. Gryllidae.
Geschichtliches . . . . . 211
*Gryllus domesticus* L. . . . . 213
II. Die Facettenaugen der Termiten oder weißen Ameisen.
Geschichtliches . . . . . 215
*Hodotermes vagans* Hag.
Arbeiter und Soldat . . . . . 218
*Termes cingulatus* Burm.
Geflügelte Imago . . . . . 224
*Termes cumulans* Koll.
Geflügelte Imago . . . . . 229
Soldat . . . . . 234
Nasutus . . . . . 235
Nymphe . . . . . 236
*Termes dives* Hag.
Geflügelte Imago . . . . . 237
Großer Soldat . . . . . 239
Kleiner Soldat . . . . . 240
Arbeiter . . . . . 242
Larve . . . . . 244
Nymphe, jüngeres Stadium . . . . . 245
Nymphe, älteres Stadium . . . . . 246
*Termes lucifugus* Rossi.
Arbeiter . . . . . 247
*Termes bellicosus* Smeathm.
Königin . . . . . 249
Biologischer Teil.
Licht und Facettenauge . . . . . 254
Geruchsorgan und Facettenauge . . . . . 257
Bewegung und Facettenauge . . . . . 263
Schutzfärbung und Facettenauge . . . . . 270
Schluß: Die postembryonale Entwicklung der Facettenaugen bei den Hemimetabolen . . . . . 273
Literaturverzeichnis . . . . . 276

## Einleitung.

Während wir über die Facettenaugen der holometabolen Insekten durch zahlreiche Einzeluntersuchungen und eine Reihe größerer zusammenfassender Arbeiten — Kirchhoffer (1908), »Untersuchungen über die Augen pentamerer Käfer«; Dietrich (1909), »Die Facettenaugen der Dipteren«; Johnas (1911), »Das Facettenauge der Lepi-

dopteren«; Bedau (1911), »Die Facettenaugen der Wasserwanzen«; Geyer (1912), »Beitrag zur Kenntnis der Facettenaugen der Hymenopteren« — gut unterrichtet sind, waren unsre Kenntnisse über den Bau dieser Organe bei den Insekten mit unvollkommener Metamorphose, abgesehen von den Eintagsfliegen, deren Augen von Zimmer (1898) beschrieben worden sind, bisher nur sehr mangelhaft. Zum Teil mag dies daran liegen, daß die oft sehr starke Cuticula der Orthopteren zu große technische Schwierigkeit bot. Aber die Geradflügler sind überhaupt im Gegensatz z. B. zu Schmetterlingen und Käfern, die durch Farbenpracht und Formenreichtum, außerdem durch ihre verschiedenen und eigenartigen Verwandlungsstufen die Aufmerksamkeit viel mehr auf sich zogen, von Sammlern und Entomologen stets vernachlässigt worden.

Mit Freuden übernahm ich daher die Aufgabe, diese Lücke auszufüllen und die zusammengesetzten Augen der hemimetabolen Insekten, insbesondere der Orthopteren und Termiten, einer genaueren histologischen und physiologisch-biologischen Bearbeitung zu unterwerfen. Es sei mir an dieser Stelle gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. C. Chun, auf dessen Anraten ich vorliegende Untersuchungen begann, für die Anregung zu dieser interessanten Arbeit wie auch für die bei ihrer Durchführung erwiesene mannigfache Unterstützung meinen verbindlichsten Dank zum Ausdruck zu bringen. Zu großem Danke verpflichtet bin ich ferner dem Herrn Privatdozenten Dr. med. et phil. O. Steche, der meine Arbeit in ihrem Werden stets mit freundlicher Teilnahme begleitete und mir gleichfalls in der liebenswürdigsten Weise mit Rat und Tat helfend zur Seite stand.

## Material und Technik.

Das Material zu meiner Arbeit fing ich zum größten Teil in der näheren und weiteren Umgebung Leipzigs, außerdem hatte Herr Dr. Steche die Liebenswürdigkeit, mir seine auf einer längeren entomologischen Exkursion in Kärnten und Krain gewonnene Ausbeute an Orthopteren freundlichst zur Verfügung zu stellen. Aus seinen Zuchten stammen auch die von mir untersuchten Stabheuschrecken. Die Termiten wie auch *Troglophilus cavicola* Koll. wurden mir gütigerweise aus der Sammlung des hiesigen zoologischen Institutes überlassen. Hemimeriden, Mantiden mit Ausnahme von *Mantis religiosa* L., Embiiden und *Termes lucifugus* Rossi erhielt ich durch die Vermittlung des Herrn Professor Dr. R. Heymons aus dem Kgl. Zoologischen Museum Berlin. Die zu den Troglophiliden gehörige flügellose Laubheuschrecke

*Diestrammena marmorata* de Haan, deren eigentliche Heimat Japan ist, wurde in den Gewächshäusern des botanischen Institutes der Universität Leipzig gefangen, wahrscheinlich durch Eier mit Erdballen dahin verschleppt.

Zum Bestimmen benutzte ich, soweit das Material nicht schon determiniert war, Dr. R. Tümpel, »Die Geradflügler Mitteleuropas« (Eisenach 1901).

Was die bei meinen Untersuchungen angewandte Technik betrifft, so diente zum Konservieren ein Gemisch von 6 Teilen konzentriertem Formol, 15 Teilen 96%igem Alkohol, 30 Teilen Aqu. dest. und 1 Teil Eisessig, in dem ich die Tiere gleich abtötete und mehrere Tage je nach der Größe ließ; aber auch ein längeres Verweilen in dieser Mischung war ohne schädlichen Einfluß auf das Material. Bei größeren Objekten wurden die Köpfe vorher abgeschnitten, um ein besseres Eindringen der Konservierungsflüssigkeit zu ermöglichen.

Als ich anfangs in der gewöhnlichen Weise in Paraffin einzubetten versuchte, stieß ich beim Schneiden der Objekte auf scheinbar unüberwindliche Schwierigkeiten, da es mir nicht gelingen wollte, genügend dünne und einigermaßen brauchbare Schnitte durch die oft sehr harten, stark chitinisierten Köpfe der Orthopteren zu erhalten. Wie bereits hervorgehoben wurde, vielleicht mit eine Ursache, warum bisher nur wenig Arbeiten über den feineren Bau der Facettenaugen dieser Insekten vorliegen.

Nach längerem Suchen nach einem geeigneten Verfahren bekam ich durch die Freundlichkeit des Herrn cand. med. Julius Caesar Kenntnis von einer Einbettungsmethode, die dieser bei seiner Arbeit über die Reduktion der Stirnaugen der Insekten im zoologischen Institut der Universität Freiburg i. Br., namentlich bei Hymenopteren, mit Erfolg angewandt hatte. Sein Verfahren — eine Celloidin-Paraffinkombination — verbunden mit der von Bedau bei seinen Untersuchungen über das Facettenauge der Wasserwanzen (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVII, 1911, S. 419) benutzten Behandlung der Objekte mit Seifenspiritus ergab endlich auch bei mir die gewünschten Resultate. Es gelang mir so, lückenlose Schnittserien selbst durch die mit sehr starker Cuticula versehenen Köpfe unsrer Feldgrillen zu erhalten, ohne daß ich genötigt war, die Cornea und das harte Chitin im Umkreis der Facettenaugen vorher entfernen zu müssen, was ohne Verletzung der darunter liegenden Gewebe kaum möglich ist.

Bei dieser Methode bringt man die abgeschnittenen Köpfe aus der Konservierungsflüssigkeit zunächst in 70%igen Alkohol und läßt sie

hierin etwa 6 Stunden liegen. Um das Chitin zu erweichen und dadurch das Schneiden zu erleichtern, führt man die Objekte dann in Seifenspiritus über, worin sie je nach der Größe und der Stärke des Chitins mehrere Tage bis 2 Wochen verweilen. Hierauf kommen sie je 6 Stunden in 70%igen, 96%igen und 100%igen Alkohol, schließlich noch in ganz absoluten, dem geglühtes Kupfervitriol zugesetzt ist. Dann werden die Köpfe für längere Zeit — 1—3 Wochen — in eine Lösung von 2 g Celloidin, in 80 Teilen Äther und 20 Teilen absoluten Alkohol gebracht; um diese Celloidinlösung möglichst wasserfrei zu halten, ist es nötig, das Schälchen mit den Objekten in den Exsikkator zu stellen. Ist der Äther und Alkohol aus dieser Mischung soweit verdunstet, daß sie leicht zähflüssig geworden ist, so werden die Köpfe in Cedernholzöl oder Chloroform übergeführt, nachdem äußerlich etwa den Köpfen noch anhaftendes Celloidin durch kurzes Eintauchen in ein Gemisch von 80 Teilen Äther und 20 Teilen möglichst absoluten Alkohol entfernt worden ist. Nach 24 Stunden wird auf dem Thermostaten nach und nach 45gradiges Paraffin zugefügt, worin die Objekte wieder 24 Stunden bleiben. Schließlich kommen sie noch je 1 Tag in 45gradiges und 58gradiges Paraffin; in letzterem werden sie eingebettet.

Dies gemischte Einbettungsverfahren (Celloidinparaffin) hat leider den Nachteil, daß es geraume Zeit in Anspruch nimmt. Daher benutzte ich, wo angängig, bei kleineren und zarteren Objekten, sowie bei frisch gehäuteten Tieren, deren Chitin noch nicht wieder hart geworden war, die Methoden, wie sie von Bedau (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVII, S. 419) und Johnas (ibid. S. 219) angegeben werden.

Die Schnitte wurden frontal und sagittal geführt. Sagittalschnitte eignen sich aber nur wenig zur Untersuchung. Die Dicke der Schnitte wechselt je nach der Größe der Objekte und dem Widerstand, den sie dem Mikrotommesser entgegensetzten, von 5—10 $\mu$. Leider stellte es sich als unbedingt erforderlich heraus, jeden Schnitt vor dem Abheben mit Mastixkollodium zu überziehen, um ein Zersplittern zu vermeiden, was natürlich viel Zeit und Geduld erfordert.

Um ein Wegschwimmen der Schnitte beim Beizen, Färben usw. zu verhindern, war es nötig, die getrockneten Tafeln vor dem Einbringen in Benzol mit einem Photoxylinüberzug zu versehen, der vor dem Eindecken in Kanadabalsam — nur selten benutzte ich zur Einbettung Glyzerin — durch kurzes Einführen in eine wasserfreie Alkohol-Ätherlösung wieder beseitigt wurde.

Da der Reichtum an Pigment keine histologischen Einzelheiten

erkennen ließ, wurden die Schnitte in den meisten Fällen depigmentiert. Zur Entpigmentierung verwendete ich zuerst das von Rosenstadt (Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVII, 1896, S. 748) angegebene Gemisch von 150 Teilen destilliertem Wasser und je 3 Teilen Salpeter- und Salzsäure, hatte aber damit bei dem sehr hartnäckigen Pigment der Orthopteren nur wenig Erfolg. Besser eignete sich ein Gemisch von 2 Teilen 96%igem Alkohol und 1 Teil Glyzerin, dem mehr oder weniger Salpetersäure zugesetzt wurde.

Gefärbt wurde meist mit Hämalaun, das die besten Resultate ergab, seltener mit Hämatoxylin nach Delafield und Eisenalaun-Hämatoxylin nach Heidenhain. Ab und zu wurde noch Hämatoxylin-Molybdänsäure mit vorhergehender kurzer Beize in Eisenalaun benutzt.

Anzugeben ist noch, daß die Figuren mit dem Abbeschen Zeichenapparat (Leitz) entworfen sind.

## Morphologischer Teil.

### I. Die Facettenaugen der Orthopteren.

#### A. Dermaptera.

##### 1. Holodermaptera.

###### Geschichtliches.

Das Facettenauge von *Forficula auricularia* L. gehört nach den Untersuchungen Grenachers (1875, 1877 und 1879) zu den aconen Augen, »in welchen Kristallkegel nicht nachzuweisen sind, sondern diese zeitlebens durch typische Zellen vertreten werden«.

*Forficula* besitzt nach außen nur mäßig, nach innen stark parabolisch vorspringende Facetten. »Die hinter ihnen gelegenen vier Kristallzellen haben eine etwas abweichende Gesamtform, indem sie eine Art von ziemlich dünner, der Facettenwölbung sich genau anschließender Hülle bilden, die sich in ein kurzes, axial gelegenes Spitzchen zwischen die Hauptpigmentzellen und gegen das Vorderende der Retinula fortsetzt.« Die beiden Hauptpigmentzellen sind von beträchtlicher Größe und ragen stark nach den Seiten hin vor.

Die Retinula hat etwa die Gestalt einer umgekehrten Champagnerflasche. Die Sehzellen sind, eine Eigentümlichkeit der aconen Facettenaugen, ziemlich gut voneinander isoliert. Eine derselben steht in der Mitte des Ganzen, umgeben von sechs andern pallisadenartig angeordneten. Das centrale Stäbchen übertrifft an Länge die peripherischen; alle aber sind vorn und hinten gleich dick und endigen nach

beiden Seiten hin abgerundet. Das centrale ist ziemlich cylindrisch und in die Achse der zugehörigen Zelle eingesenkt, die randständigen bilden einzeln prismatische Cuticularsäume, die sich zu einem sechsseitigen hohlen Prisma zusammenfügen, welches das Centralstäbchen umschließt. Die Kerne der Sehzellen liegen hinter den Stäbchen im Beginn der halsartigen Verengerung der Retinula. Umhüllt sind die Retinulae von fadenförmig verlängerten Pigmentzellen zweiter Ordnung.

Diese fast wörtlich wiedergegebenen Ausführungen Grenachers werden von Carrière (1885) im wesentlichen nur rekapituliert. Nach seinen Beobachtungen wird das distale Ende jeder Retinula von sechs kleinen Nebenpigmentzellen kranzförmig umgeben. Neu sind seine Angaben über das Gehirn. »Der Ganglienapparat des Auges ist im Verhältnis zu andern Insekten sehr einfach gebaut. Das centrale Ganglion opticum liegt dem Gehirnganglion dicht an, und die von ihm ausstrahlenden Nervenfasern vereinigen sich zu mehreren dicken Stämmen, welche sich kurz darauf in ebensoviel dünne Stränge von Nervenfasern teilen, als Einzelaugen vorhanden sind. In gleichmäßigen Abständen durchsetzten diese isolierten Stränge die Basalmembran und treten in das Innere des Auges. Das Pigment, mit welchem sie dort versehen sind, setzt sich nach außen bis in die Nervenstämme hinein fort.« Außerdem will er ein vom Augenganglion innerviertes rudimentäres Larvenauge gesehen haben.

## Eigene Untersuchungen.

Zur Untersuchung gelangten Männchen, Weibchen und verschiedene Jugendstadien unsers gemeinsten Ohrwurms, *Forficula auricularia* L. Da bisher von den Dermapteren nur das Facettenauge dieser lichtscheuen, nach Verhoeff (1909) trotz hochentwickelter Flugorgane flugunfähig gewordenen Art berücksichtigt wurde, hätte ich gern zum Vergleich noch einen andern Vertreter dieser Familie herangezogen. *Labia minor* L., eine auch am Tage fliegende Forficulide, soll zwar in der Umgebung Leipzigs nicht allzu selten vorkommen, leider gelang es mir aber nicht, sie auf Exkursionen zu erbeuten, noch anderweit gut konserviertes Material zu erhalten.

### *Forficula auricularia* L.

Da Grenacher und Carrière bereits eingehende Beschreibungen vom Facettenauge des Ohrwurms gegeben haben, könnte es überflüssig erscheinen, wenn ich nochmals hierauf zurückkomme. Im Grunde genommen begann ich meine Studien über das Facettenauge

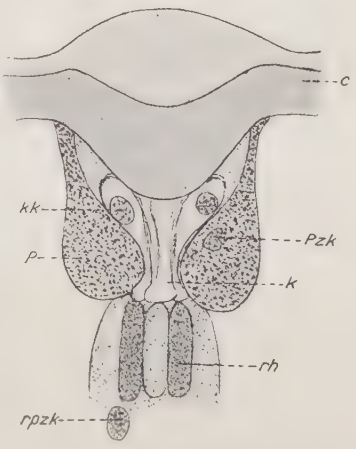
der Orthopteren eigentlich auch nur mit *Forficula*, um mich an der Hand der ausführlichen und zugleich vorbildlichen Arbeiten Grenachers und Carrières über das Facettenauge überhaupt genauer zu informieren. Hierbei erhielt ich jedoch in vielen Punkten derartig abweichende Resultate, daß es angebracht erschien, die übrigen bisher untersuchten Orthopterenaugen ebenfalls einer Revision zu unterziehen. Es sind die Facettenaugen der Maulwurfsgrille oder Werre, *Gryllotalpa gryllotalpa* L. (*vulgaris* Latr.), über die von Grenacher (1879) und Carrière (1885) Mitteilungen erschienen sind, und die von denselben Forschern und von Hesse (1901) bearbeiteten Augen der Küchenschabe *Stylopyga* (*Periplaneta*) *orientalis* L. Auch hier kam ich teilweise zu ganz andern Ergebnissen als die genannten Autoren, was wohl nicht zum wenigsten den verbesserten technischen Hilfsmitteln zuzuschreiben ist.

*Forficula auricularia* L., der wie allen Forficuliden Ocellen fehlen, besitzt ziemlich große, tiefschwarze Facettenaugen. Die Augen erheben sich kaum über die Körperoberfläche. Im Anschluß an bisherige Anschauungen liegt es nahe, die geringe Wölbung der Facettenaugen mit dem Leben des Tieres unter Steinen, in Baumritzen und ähnlichen Schlupfwinkeln, wozu es durch seinen platten geschmeidigen Körper vorzüglich geeignet ist, in Verbindung zu bringen. Nach der Meinung Exners (1891) z. B. würde eine stark vorspringende Cornea unter derartigen Verhältnissen den Insulten nicht widerstehen können. Bei meinen Untersuchungen stieß ich auf zahlreiche Fälle, die sich dem nicht fügen. So haben, um nur ein Beispiel anzuführen, die Termiten trotz ihrer minierenden Tätigkeit sehr stark vortretende Facettenaugen. Eine flache Cornea als Anpassung des Insekts an das Leben in Rindenritzen und andern derartigen Verstecken zu erklären, dürfte demnach wohl nicht ohne weiteres angängig sein. Vielmehr ist bei Tieren, die bei ihrer unterirdischen Lebensweise eines besonderen Schutzes bedürfen wie etwa die Maulwurfsgrille, mit der gesamten Cuticula auch die Cornea auffällig stark verdickt, das Auge dadurch genügend geschützt.

Besondere Larvenaugen treffen wir beim Ohrwurm nicht. Sie fehlen den hemimetabolen Insekten, finden sich nur bei Insekten mit vollkommener Metamorphose. Bei den Insekten mit unvollkommener Verwandlung gleicht die aus dem Ei schlüpfende Larve schon im wesentlichen der Imago »und ist daher gleich von Anfang an mit Facettenaugen ausgestattet« (Link 1909). Trotzdem behauptet Carrière bei *Forficula auricularia* L. Larvenaugen beobachtet zu haben.

In Fig. 110 seines Werkes »Die Sehorgane der Tiere« (1885), die einen »senkrechten Schnitt durch die Mitte des Auges einer *Forficula auricularia*« wiedergibt, liegt dem Ganglion opticum ventral, der von der Körperoberfläche losgelöste »Rest des Larvenauges« an. Diese Abbildung hat als »Querschnitt durch das Facettenauge und das Stemma eines Ohrwurms« selbst in neuere Lehrbücher, wie Hertwig (1907), Eingang gefunden. Ich selbst habe eine große Anzahl Imagines und Nymphen speziell hierauf untersucht, konnte aber nie Spuren von »rudimentären Larvenaugen« entdecken. Möglich ist, daß Carrière irrtümlicherweise einen der vom Ganglion opticum ausstrahlenden dicken pigmentierten Nervenstämme als »Rest des Larvenauges« angesprochen hat.

Trotz ihrer Größe werden die Augen des Ohrwurms doch nur je von etwa 300 Facetten zusammengesetzt. Demnach müssen die einzelnen Cornealinsen sehr breit sein und sie sind es auch (s. Textfig. 1 *c*). Dies Verhalten läßt sich bei vielen Dämmerungsformen konstatieren. Die Nachtschmetterlinge haben größere Facetten als die Tagschmetterlinge, denn je größer die Linse, umso lichtstärker ist das Auge. Und auch bei *Forficula* ist es eine Anpassung an das nächtliche Dunkel. »Am Tage findet man die Ohrwürmer in ihren Verstecken; ihr lichtscheues Verhalten zeigt schon, daß sie nächtliche Tiere sind. So scheu sie am Tage sind, so lebhaft und munter sind sie in der Nacht, wo sie eifrig ihrer Nahrung nachstellen« (Tümpel 1901).




**Textfig. 1.**

Längsschnitt durch den distalen Teil eines Ommatidiums von *Forficula auricularia* L. ♀.

Die Divergenz der Augenkeile ist sehr groß. Höchstens fünf bis sechs Ommatidien kommen nach Hesse (1908) auf einen Winkel von 40°, der z. B. bei *Dytiscus* von 30 Facettengliedern eingenommen wird. Da jedoch Vitrella und Rhabdomere noch völlig intakt sind, geht Dimmock (1884) sicher zu weit, wenn er dem Ohrwurm nur die Möglichkeit des Helldunkelsehens zuschreibt. Zum mindesten müssen wir ihm ein wohlentwickeltes Richtungssehen zusprechen, da infolge der Anordnung des Pigments in den Facettenaugen nur Strahlen aus einer

bestimmten Richtung zur Perception gelangen. Aus Beobachtungen, die Verhoeff in seinem Aufsatz »Zur Biologie europäischer Ohrwürmer« (1909) mitteilt, geht meines Erachtens aber zweifellos hervor, daß *Forficula auricularia* L. ein gewisses Formenunterscheidungsvermögen besitzen muß. Natürlich bedeutet, wie Hesse bemerkt, die starke Divergenz der Ommen eine sehr geringe Genauigkeit der Bilder auch für mäßig entfernte Objekte.

Wie ich schon anführte, ist das Facettenauge von *Forficula auricularia* L. den aconen Augen zuzurechnen, »in welchen Kristallkegel nicht nachzuweisen sind, sondern diese zeitlebens durch typische Zellen vertreten werden«.

Nach Grenacher (1879) finden wir »überall hinter der Corneafacette eine bestimmte Anzahl von Zellen, deren Funktion in erster Linie in der Ausscheidung der Facette selbst besteht. Sie haben im allgemeinen die Gestalt eines mit der Spitze nach innen gerichteten Kegels; in weitaus den meisten Fällen beträgt ihre Anzahl vier«. Bei den aconen Augen sollen diese Zellen in unverändertem Zustande während des ganzen Lebens persistieren, bei der zweiten Hauptgruppe dagegen, den euconen Facettenaugen, außer der Cornea noch »ein mehr oder weniger festes, völlig durchsichtiges und meist stark lichtbrechendes Gebilde«, den Kristallkegel ausscheiden.

Dieselben Anschauungen vertritt Carrière (1885), was nicht wundernimmt, da es sich bei dem Abschnitt über das Arthropodenauge in der Hauptsache um eine Wiedergabe der Grenacherschen Arbeit handelt.

In neuerer Zeit haben sich Kirchhoffer (1908) und Bedau (1911) mit aconen Insektenaugen befaßt. Ersterer untersuchte die Augen pentamerer Käfer, letzterer die der Wasserwanzen. Beide stehen auf dem Standpunkt Grenachers, daß die Cornea ein Abscheidungsprodukt der Kristallzellen ist. — Diese Ansicht hatte sich aber schon längst überlebt.

In seiner im Jahre 1905 erschienenen Arbeit "Structure and development of the compound eye of the Honey Bee" war Philipps auf Grund seiner Befunde zu der Überzeugung gekommen, daß die Facette nicht von den Kristallzellen, sondern von den Hauptpigmentzellen "and possibly also by the outer pigment cells" abgesondert wird. Schon Patten (1887) "Development of the eyes of Vespa" gibt an, daß an der Ausscheidung der Cornealinsen ein besonderes, von den die Kristallkegel produzierenden Zellen verschiedenes Zellager beteiligt ist.

Dieselbe Ansicht vertritt Berlese »Gli Insetti« (1909) «Cellule

corneagene. Esse sono cellule ipodermali che in seguito alla secrezione della cornea mutano ufficio, divenendo pigmentarie (principali). Corrispondono al cosidetto corpo vitreo degli archeommi, però ne diversificano per caratteri morfologici e per la loro fine. È singolare che mentre si discono corneagene, intanto dalla maggioranza degli autori si ammette bonamente che la cornea sia segregata dalle cellule cristallogene che, di poi, segregherebbero anche il cristallino. Parlando dello sviluppo dall'ommatidio mostreremo che la cornea è segregata dalle cellule corneagene, che solo più tardivamente (nei Pterigoti) discendono ai lati del cristallino per divenire pigmentarie.

Nell'ommatidio esse sono soltanto in numero di due. Si trovano subito sotto la cornea. Esse si mantengono in questa regione negli Apterigoti e quivi conservano il loro carattere, ma già sono ridottissime in forme più alte (in Periplaneta) e spostate di poi, come si è detto.»

Gleich von vornherein möchte ich bemerken, daß sich die Resultate meiner Untersuchungen mit denen Philipps und Berleses insofern vollständig decken, als auch nach meinen Beobachtungen Haupt- und Nebenpigmentzellen, in aconen wie euconen Facettenaugen, die eigentlichen Corneaproduzenten sind, die Kristallzellen, die sogenannten Semperschen Zellen, liefern einzig und allein den Kristallkegel.

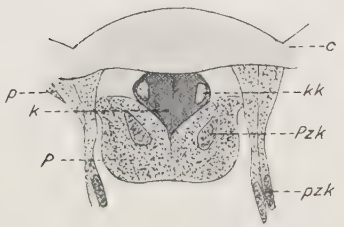
Neuerdings vertritt Kirchhoffer, »Die Entwicklung des Komplexauges nebst Ganglion opticum von *Dermestes vulpinus* Fabr.« (1910), die Ansicht, daß sich an der Bildung der Cornea anfangs nicht nur die Semperschen Zellen, sondern auch die Haupt- und Nebenpigmentzellen beteiligen.

Entsprechend der gewaltigen Entwicklung ihrer Mutterzellen, der Hauptpigmentzellen (s. Textfig. 1 *P*) sind die Cornealinsen des *Forficula*-Auges ungemein groß. Sie sind nach außen kaum, nach innen stark parabolisch gekrümmt.

Die Cornea ist wie die der meisten Insekten zweischichtig. Von den beiden Schichten ist die nach außen gewandte homogen, während sich die innere aus mehreren konzentrischen Lamellen aufbaut. Da das Auge ein umgewandelter Bezirk der Hypodermis ist, selbst hinsichtlich des Pigments ist es nicht als ein gesonderter Teil derselben zu betrachten, ist die Cornea ihrer Natur nach dasselbe wie die umgebende Cuticula. Auch letztere läßt deutlich zwei Lagen unterscheiden, die obere dünnere Epidermis und die untere in der Regel stärkere Dermis. Da die Cornea also weiter nichts ist als eine modifizierte Partie des Chitins, ist es erklärlich, daß ihre Dicke der der

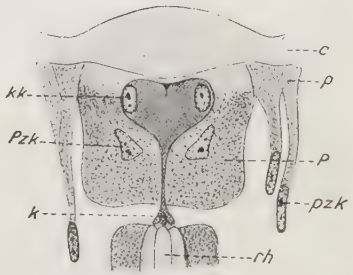
allgemeinen Chitindecke entspricht, und daß die Corneaschichten am Augenrand in die entsprechenden Lagen der Cuticula übergehen.

Bei der Beschreibung der Facettenaugen von *Mysis*, wo sich die Cornea gleichfalls konstant »aus mindestens zwei schalenförmig ineinandergreifenden Lamellen« aufbaut, bemerkt Chun (1896): »Ich glaubte anfänglich, daß es sich um eine Häutung handle, überzeugte mich indessen späterhin, daß die beiden Lamellen am Ringwall zusammenfließen und eine bleibende Eigentümlichkeit der Cornea abgeben.« Mit Hilfe von Schnittserien durch in Häutung begriffene Phasmiden, Grylliden und Termiten, sowie von Schnitten durch frisch gehäutete Forficuliden, Blattiden u. a. erhielt ich genauen Aufschluß über die Entstehung der verschiedenen Corneaschichten. Die Zweischichtigkeit der Cornea ist das Endprodukt der Häutung.




Textfig. 2.

*Forficula auricularia* L. Längsschnitt durch den distalen Ommenteil einer frisch gehäuteten Nymphe. Oc. 1 Ap.




Textfig. 3.

Längsschnitt durch den distalen Ommenteil einer frisch gehäuteten *Forficula*-Nymphe. Oc. 1 Ap.

Die Cornea (*c*) einer frischgehäuteten, schneeweißen Nymphe — nur die Augen waren tiefschwarz — von *Forficula auricularia* L. hat das in Textfig. 2 und 3 dargestellte Aussehen. Allein die dünne homogene Epidermis ist, wie man sieht, vorhanden, die dicke lamellöse Dermis ist noch nicht ausgebildet. Schnitte durch kurz vor der Häutung stehende Nymphen von *Gryllotalpa gryllotalpa* L. und *Dixippus* (*Carausius*) *morosus* Br., die indische Stabheuschrecke, belehrten mich, daß diese strukturlose helle Außenschicht bereits unter der alten abgesprengten Cornea angelegt ist. Sie entsteht durch Secretion, während die Innenschicht, die sich aus einzelnen chitinösen Lamellen zusammensetzt, erst nach vollzogener Häutung durch Umwandlung des Protoplasmas der Matrixzellen gebildet wird. Die distalen Lamellen sind demnach die ältesten. Bei Betrachtung mit Apochromat und Compensationsocular läßt sich häufig an letzteren eine feine verticale Streifung

erkennen. Dies ist keine besondere Eigenschaft der Cornea, denn u. a. hat Biedermann, »Über die Struktur des Chitins bei Insekten und Crustaceen« (1902), »durchgehend eine fibrilläre Struktur des Chitins nachgewiesen«. Im Anschluß an Holmgren, »Über die morphologische Bedeutung des Chitins bei den Insekten« (1902), haben wir es mit starren chitinisierten und verklebten Flimmerhaaren (Stäbchensäumen) zu tun.

Bekanntlich unterscheiden sich die beiden Corneaschichten vor allem durch ihr verschiedenes Tinktionsvermögen. Die innere färbt sich stark mit Hämatoxylin, Hämalaun und Carmin, die äußere nicht. Bei der Färbung mit Heidenhainschem Hämatoxylin färbt sich dagegen die obere stärker als die untere. Aller Wahrscheinlichkeit nach hängt dies damit zusammen, daß die Außenschicht der Cuticula, wie Vosseler (1894) angibt, aus Chitin, die innere aus Cellulose besteht. Nach Holmgren (1902) reagiert die eine basophil, die andre acidophil.

An die Cornealinse reiht sich distal der Kristallzellkomplex, die Vitrella Carrières an. Was ihre Form anbetrifft, so vergleicht sie Carrière (1885) mit einem Traubenkern, dessen Spitze von den beiden hörnchenförmigen Hauptpigmentzellen umfaßt wird. Auch bei Grenacher (1879) setzt sich die flache Kristallzellgruppe in ein kurzes, axial gelegenes Spitzchen zwischen die Hauptpigmentzellen und das Vorderende der Retinula fort.

Dem kann ich nicht beipflichten. In Textfig. 1 ist ein distaler Ommenteil aus dem Auge von *Forficula auricularia* ♀ abgebildet. Die Vitrella (*k*) hat etwa die Gestalt einer Schale, deren kurzer Fuß den distalen Enden der Rhabdomere aufsitzt. Die in Textfig. 2 zur Darstellung gebrachte Vitrella (*k*) einer Nymphe stimmt eher mit der von Grenacher und Carrière gegebenen Beschreibung überein, ist nur nicht genau median getroffen wie Textfig. 3. Demnach scheinen beide der weitverbreiteten irrigen Ansicht zu huldigen, daß bei den hemimetabolen Insekten die Ommata der Imago- und Nymphenaugen vollkommen gleich gebaut sind. Daher übertragen sie die bei der Nymphe gewonnenen Resultate ohne weiteres auf das fertige Insekt. Im Laufe der weiteren Untersuchungen werde ich noch häufig Gelegenheit haben, darauf hinzuweisen, daß abgesehen davon, daß neben dem Wachstum des Tieres eine Vermehrung der Facettenglieder einhergeht, im feineren Bau der Ommatidien zwischen den Jugendstadien und den völlig ausgewachsenen Individuen beträchtliche Unterschiede bestehen. Die Om-

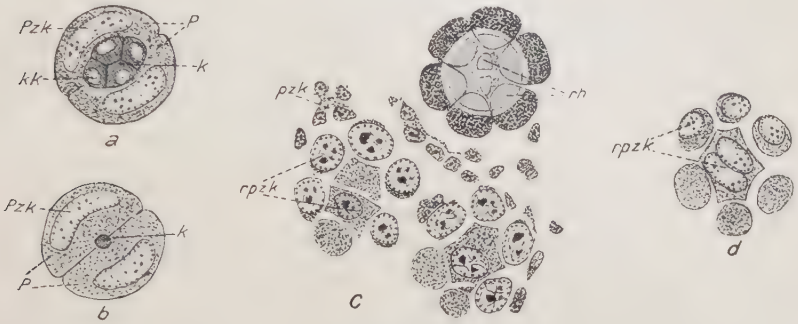
men der Nymphenaugen sind Embryonalstadien der Ommatidien des Imagoauges.

Nach der Ansicht Grenachers und seiner Nachfolger sind die Kristallzellen des aconen Auges »typische Zellen«, Zellen die in unverändertem Zustand während des ganzen Lebens persistieren. — Das ist nicht der Fall. Die Kristallzellen sind deutlich chitinisiert. Ihr Inhalt hat gar keine Ähnlichkeit mit dem Plasma der Retinula- und Pigmentzellen. Sie verhalten sich gegen Farbstoffe genau so wie die Cornea und die cuticularen Rhabdomere. Daß die vier Kristallzellen chitinös sind, ist nicht weiter verwunderlich. Im Gegenteil, es wäre sogar merkwürdig, wenn sie wirklich, wie Grenacher u. a. meinen, zeitlebens unverändert bleiben sollten.

Wie ich schon andeutete, ist das Facettenauge aus der Hypodermis hervorgegangen. Die Augenelemente sind also sämtlich umgewandelte hypodermale Zellen. Die Hypodermiszellen sind die chitinbildenden Matrixzellen. Auch die modifizierten Hypodermiszellen, aus denen das Facettenauge besteht, haben ihren chitinogenen Charakter beibehalten. Haupt- und Nebenpigmentzellen sondern die Cornea ab, die Retinulazellen als äußere Cuticularsäume die Rhabdomere und die Kristallzellen des euconen Facettenauges den chitinösen Kegel. Die Kristallzellen des aconen Auges chitinisieren einfach, so daß sich die Zellkerne im Gegensatz zu den euconen und pseudoconen Facettenaugen im Innern der zugehörigen Vitrellasegmente finden. Es würde unverständlich bleiben, wenn sie allein ihre ureigne Bestimmung verleugnen würden. Der Unterschied zwischen aconen und euconen Facettenaugen verwischt sich noch dadurch, als auch im euconen Auge die Kristallkegelgenese »als eine Art innerer Ausscheidung bzw. Umbildung eines Teiles des Protoplasmas der Semperschen Zellen« (Johannsen 1893) aufzufassen ist. — Daß die Konsistenz der verschiedenen gebildeten Substanzen nicht dieselbe ist, erklärt sich dadurch, daß die Chitinbildung durch Epithelzellen, wie Holmgren (1902) fand, von dreierlei Art ist. Ich erinnere nur an die verschiedenen Schichten der Cornea und des Integuments.

Die vier Kristallzellen werden von zwei durch ihre Größe auffallende Hauptpigmentzellen (Pigmentzellen erster Ordnung) umgeben, die den Zellkegel mit einem dichten Pigmentmantel umhüllen und so optisch isolieren. Auf Querschnitten (s. Textfig. 4*a* u. *bP*) erscheinen sie sichelförmig, ebenso ihre ansehnlichen Kerne. Jede der beiden Zellen umgreift die Hälfte der Vitrella. Ihre Trennungslinie geht fast stets durch die Mitte zweier sich gegenüberliegender Zellkegelsegmente (vgl. Text-

fig. 4*a*). Diese Lage nehmen sie in allen von mir untersuchten Arthropodenaugen ein. Soweit ich die Literatur übersehe, wurde bis jetzt noch nicht darauf aufmerksam gemacht. Es wird dadurch ein festerer Zusammenschluß der Semperschen Zellen bzw. des Kristallkegels bewirkt, als wenn etwa die Trennungsebene mit einer der natürlichen Halbierungsebenen des Kegels zusammenfallen würde. — Auf Längsschnitten läßt das Plasma der Hauptpigmentzellen deutlich zwei Schichten unterscheiden. Besonders scharf tritt dies in Textfig. 2 hervor, die dem distalen Abschnitt eines Nymphenommatidiums entspricht. Die äußere im Wege des einfallenden Lichtes liegende Plasmapartie ist pigmentfrei, die innere mit dunklem Pigment angefüllt. Die Hauptpigmentzellen liegen der Innenfläche der Facette eng an. Schon daraus, daß die Berührungs-




Textfig. 4 *a—d*.
Querschnitte durch Ommatidien von *Forficula auricularia* L. in verschiedener Höhe.

fläche von Cornea und Hauptpigmentzellen zumal im jugendlichen Alter bedeutend größer ist, als die von Kristallzellen und Cornea folgt meiner Meinung nach schon, daß wir in ersteren die Corneaerzeuger zu sehen haben, so daß es mir einfach rätselhaft bleibt, daß die meisten Autoren bisher die Facette für ein Ausscheidungsprodukt der Kristallzellen halten. Es wäre doch höchst sonderbar, wenn der Kristallzellkomplex im euconen Auge distal die einheitliche Cornea absondern würde, nach innen die streng voneinander getrennten, nach ihrer Ansicht gleichfalls durch äußere Abscheidung entstandenen Kegelsegmente.

Zwischen den einzelnen Ommen finden sich zahlreiche schmale Nebenpigmentzellen (Pigmentzellen zweiter Ordnung). Daß jedes Omma distal von sechs Nebenpigmentzellen kranzförmig umgeben wird, wie Carrière behauptet, läßt sich nicht aufrecht erhalten. Ihre Kerne liegen in der Höhe der oberen Retinulaenden und unterscheiden

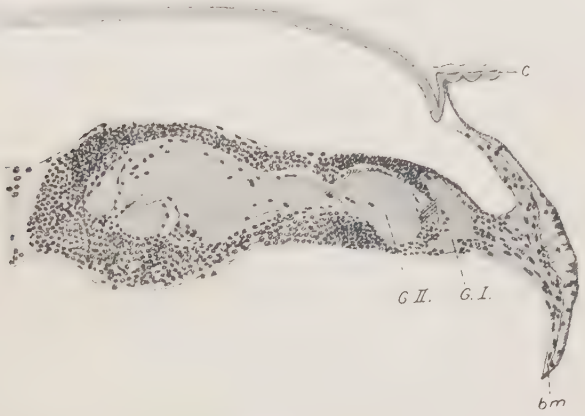
sich durch ihre langgestreckte Form von den rundlichen Kernen der Sehzellen. Die Nebenpigmentzellen setzen sich mit distaler Verbreiterung an die Cornea an (vgl. Textfig. 2*p*). Sie gleichen ganz den verlängerten, ebenfalls pigmentierten hypodermalen Zellen, in die die Augenelemente übergehen, und die ihrerseits wieder den Hypodermiszellen vom gewöhnlichen Habitus Platz machen. Da die länglichen Hypodermiszellen am Augenrande doch allein für die Abscheidung der hier besonders starken Chitindecke in Frage kommen, ist es mir unverständlich, daß man denselben interstitiellen Hypodermiszellen im Facettenauge bis heute jede Beteiligung an der Produktion der Cornea abgesprochen hat. Auch Philipps (1905) spricht nur davon, daß die Linse »vielleicht« auch von den Nebenpigmentzellen secerniert wird. Meiner Überzeugung nach sind sie ebenfalls Chitinmatrixzellen, zumal in Augen, wo zwischen den einzelnen Cornealinsen große Zwischenräume auftreten. Natürlich kommen für die Abscheidung der Facette in erster Linie die Hauptpigmentzellen in Betracht. Wie die Kerne der Hauptpigmentzellen liegen auch die der Nebenpigmentzellen, besonders gut konnte ich dies bei den Locustiden verfolgen, bei jungen Nymphen dicht unter der Cornea, während sie bei den fertig entwickelten Individuen proximalwärts gewandert sind.

Bezüglich der Retinula decken sich meine Befunde gleichfalls nicht mit denen Grenachers. Grenacher und Carrière konnten sieben Sehzellen nachweisen, und zwar sind, wie in den meisten aconen Augen »die Zellen ziemlich gut voneinander isoliert, und eine derselben, die häufig durch eine stärkere Entwicklung ausgezeichnet ist, steht in der Mitte des Ganzen, die sechs andern pallisadenartig darum«.

Da ich im Anschluß an Exner u. a. und auf Grund meiner eignen Befunde die Rhabdomere für äußere Cuticularsäume halte, war ich von vornherein überzeugt, daß Grenachers Behauptung, daß das centrale Stäbchen in die Achse der zugehörigen Zelle eingesenkt sei, auf ungenügender Beobachtung beruht. Es gelang mir ohne Mühe hinter dem centralen siebenten Retinulakern einen achten zu entdecken. Ich verweise auf Textfig. 4*c* und *d*, Querschnitte der Retinula auf verschiedener Höhe, die dies besser veranschaulichen, als langatmige Beschreibungen tun können. Die Retinulakerne sind in zwei Gruppen angeordnet. Zwei Kerne liegen unter dem centralen, scheinbar einheitlichen Rhabdomer, die sechs Kerne der peripheren Sehzellen etwas distaler aber ebenfalls proximal von den Rhabdomeren. Zwischen dem Plasma der Retinulazellen und den Rhabdomeren sind kleine helle Zonen zu erkennen. Holmgren, »Über das Verhalten

des Chitins und Epithels zu den unterliegenden Gewebearten« (1902), führt aus: »Während der Zellkörper im übrigen durch Eisenhämatoxylin ziemlich dunkel gefärbt wird, bleibt eine dünne Lamelle desselben, die an die Chitinschicht grenzt, von dieser Farbe unberührt.« Es ist die Schaltzone Hesses.

Was den ganglionären Apparat des *Forficula*-Auges anbetrifft,

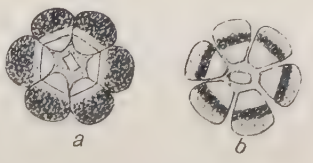



Textfig. 5.

Längsschnitt durch den Ganglienapparat von *Forficula auricularia* L. ♂. Oc. 1, Obj. A.

stimme ich zwar gleichfalls in vielen Punkten nicht mit Carrière überein, z. B. war eine Nervenkreuzung sehr wohl zu bemerken, doch sehe ich von einer eingehenden Kritik ab. Der Hinweis auf Textfig. 5 mag genügen.

Im Hinblick auf die in Textfig. 6*a* und *b* dargestellten Retinulaquerschnitte seien mir noch einige Bemerkungen über die Verteilung des Pigments gestattet.




Textfig. 6 *a* und *b*.

Querschnitt durch den distalen Abschnitt einer Retinula. *a*. von *Forficula auricularia* L. ♂ (Pigment in Dunkelstellung); *b*. von *Forficula auricularia* L. ♀ (Pigment in Lichtstellung). Oc. 1. Ap.

In Textfig. 6 *b*, einem Querschnitt durch den perzipierenden Ommenteil eines *Forficula*-Weibchens, das ich dem Lichte aussetzte und im Lichte abtötete, liegt die Hauptmasse des Retinapigments den Rhabdomeren dicht an. Eine sogenannte Schaltzone hebt sich nicht ab. Textfig. 6*a* stammt aus dem Auge eines im Dunkeln gehaltenen Männchens, das auch im Dunkeln abgetötet wurde. Das Pigment ist peripher verlagert. Zwischen den Rhabdomeren und dem Pigment befindet sich eine helle pigmentfreie Zone. Nach der Anordnung des

Pigments gehört das Facettenauge des Ohrwurms zu den Appositionsaugen, »wo ein Rhabdom jeweils nur Licht empfängt, das durch die zugehörige Corneafacette eingedrungen ist« (Demoll 1909). Nach Exner soll zwar nur in Superpositionsaugen Pigmentwanderung vorkommen, doch sind inzwischen zahlreiche Fälle von Hell- und Dunkelstellung des Pigments auch in typischen Appositionsaugen bekannt geworden; bei den Orthopteren bisher nur von *Stenobothrus pratorum* durch Stefanowska «La disposition histologique du pigment dans les yeux des arthropodes sous l'influence de la lumière directe et de l'obscurité complète» (1892). Nach Demoll werden durch diese Änderung der Pigmentstellung die Appositionsaugen nicht in funktionelle Superpositionsaugen übergeführt, sondern diese Verlagerung geht innerhalb der Appositionsaugen vor sich.

Anführen möchte ich noch, daß sich in dem Auge der frisch gehäuteten, weichen Nymphe auffällig wenig Pigment findet, obgleich das Auge tiefschwarz auf weißem Grunde erschien. Auch im Verlauf der Nervenstränge hinter der Basalmembran ist weniger Pigment vorhanden wie sonst. Es ist also nicht aus dem Auge ausgewandert. Ob es durch chemische Veränderung unsichtbar geworden oder völlig geschwunden war, konnte ich nicht feststellen.

Das Facettenauge von *Forficula auricularia* L. ist das einzige acone Auge, das ich untersucht habe. Die Augen der Orthopteren, der gesamten hemimetabolen Insekten sind meist eucon. Nur die Blasenfüßer (Thysanopteren oder Physopoden) scheinen ebenfalls acone Augen zu besitzen, wenigstens nach der Mitteilung Buffa's »Contributo alla studio anatomico della *Heliothrips haemorrhoidalis* Fabr.«.

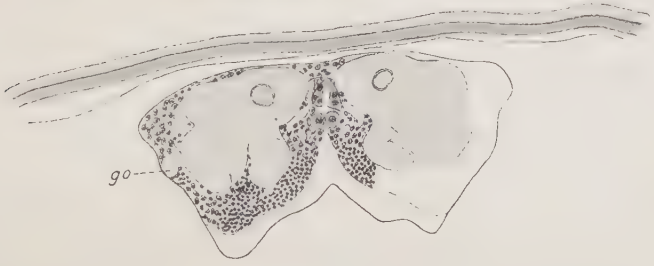
### 2. Dermodermaptera.

Untersucht wurden mehrere Exemplare von *Hemimerus talpoides* Walk. aus Deutsch-Ostafrika. Nach der geringen Zahl der Fühlerglieder zu urteilen, es lagen nur Kopf und ein Teil des Thorax vor, war eins der Tiere eine Larve, da nach Verhoeff (1905) und Vosseler (1907) die Imagines elfgliedrige Antennen besitzen.

#### *Hemimerus talpoides* Walk.

*Hemimerus* ist blind. «Les yeux manquent», schreibt Saussure in seiner «Note supplémentaire sur le genre *Hemimerus*», «et semblent être remplacés par une sorte de dépression par une petite pièce étroite qui est comme incrustée sur le bord antérieur de la tête, en dedans de l'origine des antennes.» Ich selbst konnte bei äußerlicher Betrachtung des

Kopfes nicht die kleinste Andeutung des ehemaligen Bestehens von Sehorganen erkennen. Auf Querschnitten durch das Gehirn läßt sich jedoch jederseits am Cerebralganglion, wo auf entsprechenden Schnitten durch normale Insektengehirne die Sehganglien liegen, ein Ganglion nachweisen (s. Textfig. 7 *go*), das wahrscheinlich den Rest des ganglionären Augenapparates repräsentiert. Die Seiten des Protocerebrums sind an dieser Stelle leicht ausgebuchtet. Ob dies mit *go* bezeichnete Gebilde wirklich ein optisches Ganglion ist, kann natürlich erst durch Vergleich mit verwandten augenbegabten Formen mit Sicherheit entschieden werden. Sehnerven sind nicht zu entdecken, ebensowenig rückgebildete Facettenaugen in Gestalt modifizierter Hypodermisbezirke. Am Kopf können daher Augenspuren nicht auftreten, und was die Behauptung Saussures betrifft, so macht bereits Hansen, "On the Structure and Habits of *Hemimerus talpoides*




Textfig. 7.

Querschnitt durch das Gehirn von *Hemimerus talpoides* Walk. Oc. 1, Obj. A.

Walk." (1894), darauf aufmerksam, daß die «petite pièce étroite» nichts weiter ist als "the articular membrane of the mandible or the upper exterior part of the mandible, visible on the upper side of the head".

*Hemimerus* lebt auf dem Fell der Hamsterratte, *Cricetomys gambianus* Wtrh. Nach Heymons (1911) ist er ein Epizoon, »welches für seinen Wirt so gut wie völlig gleichgültig bleibt«, obgleich er zugibt, daß es ihm nicht glückte, direkte Beobachtungen über die Nahrungsaufnahme anzustellen; nie gelang es ihm, diese lichtscheuen Insekten fressen zu sehen. Nach Vosseler (1907) steht es dagegen »außer Zweifel, daß *Hemimerus* zum Zweck seiner Ernährung Haut und Haare seines Wirtes angreift. . . . Nicht bloß als harmloser Raumparasit sondern als echter Schmarotzer haust *Hemimerus* auf seinem Wirt, verläßt ihn nach seinem Tode, wahrscheinlich nicht nur aus Mangel der Körperwärme des Säugers, sondern weil er lebendes Gewebe zum Unterhalt bedarf«.

Als Ectoparasiten sind die Hemimeren der Sorge um ihren Lebensunterhalt enthoben. Sie brauchen auch nicht wie etwa die Schlupfwespen und solitären Bienen irgendwie das Leben ihrer Nachkommenschaft zu sichern. Sie sind vivipar, und die Jungen können für ihre Weiterentwicklung keinen günstigeren Platz finden als die Haut des Säugers. Futter und Schutz wird ihnen hier zur Genüge geboten, denn, wie Vosseler konstatierte, sucht sich *Cricetomys* nie von seinen Schmarotzern zu befreien, so daß *Hemimerus* davon ein völlig ungestörtes Dasein profitiert. Da sich außerdem auf beschränktem Raume zahlreiche Individuen aufhalten, können die Geschlechter leicht zusammenkommen, zumal wo die Fühler, vor allem der Imagines, reich mit Sinnesgrübchen besetzt sind. So konnten die Augen verloren gehen, ohne daß daraus dem Tier irgendwelcher Schaden erwuchs.

## B. Blattodea.

### Geschichtliches.

Die erste ausführliche Darstellung des Facettenauges der Blattodeen stammt von Grenacher (1877 und 1879), der den morphologischen Bau des Komplexauges der Küchenschabe, *Stylopyga* (*Periplaneta*) *orientalis* L. eingehend studierte. Nach seinen Untersuchungen besteht die Cornea »aus zwei deutlich voneinander getrennten Lagen; die innere, etwas dickere, ist durch ein von innen her nach außen eindringendes Netz von scharf auslaufenden Furchen sozusagen in ebensoviele Prismen gesondert, als Facetten vorhanden sind. Die äußere Facettenwölbung ist kaum merklich und bleibt weit hinter der inneren zurück. Der bauchig-eiförmige, vorn ziemlich eben abgeschnittene Kristallkegel — schon früher von Treviranus beschrieben — steht in eigentümlicher Weise mit der Retinula und dem Rhabdom in Beziehung. Die Retinula nämlich weicht an ihrem vorderen Ende becherförmig auseinander, und daran partizipiert auch das Rhabdom, das sich in vier Stränge teilt. In die Höhlung senkt sich der hintere Teil des Kristallkegels ein, so daß er davon umfaßt wird, wie etwa eine Blumenkrone von den Kelchblättern. Weiter nach innen treten diese zusammen, um einen ziemlich drehrunden Stab zu bilden, der hinten scharf begrenzt und leicht abgerundet endigt. Die Querschnitte zeigen deutlich genug die Zusammensetzung aus nur vier Einzelstäbchen, denen wohl sicher ebensoviele Zellen zugehören. — Zu den Abbildungen bemerke ich noch, daß die Hauptpigmentzellen in dem zugrunde gelegten Präparate zu sehr zerstört waren, um wiedergegeben werden zu können, und daß mir die Kerne der Retinula nicht zu Gesicht gekommen sind.«

Die wenigen Bemerkungen über die Facettenaugen von *Stylopyga*, die sich bei Carrière (1885) finden, bringen nichts Neues und sind wohl dem Grenacherschen Werke entnommen.

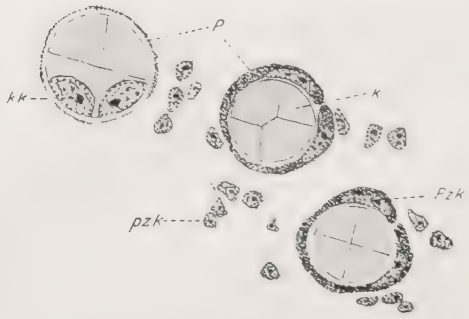
In neuerer Zeit hat Hesse die Augen der Küchenschabe einer gründlichen Nachprüfung unterworfen. Seine Resultate weichen in einzelnen Punkten von Grenacher ab. Während Grenacher an und für sich auch für *Stylopyga* Hauptpigmentzellen annimmt, nur nicht abbildet, da sie »in dem zugrunde gelegte Präparate zu sehr zerstört waren, um wiedergegeben werden zu können«, will Hesse (1901) keine Hauptpigmentzellen wohl aber Corneagenzellen gesehen haben. »Bei *Periplaneta* finde ich Andeutungen von Corneagenzellen: vor dem Kristallkegel zwei helle Bezirke mit darin gelegenen Resten von Kernen, welche sich stark färben; Hauptpigmentzellen konnte ich keine finden.« Über die Retinula vermag er uns besser zu unterrichten als Grenacher. »Die Retinula dieses Auges ist noch besonders interessant durch die Lage der Kerne. Es sind sieben Kerne von Sehzellen vorhanden, aber nur vier davon liegen am distalen Ende der Retinula, etwa in der Höhe des proximalen Endes des Kristallkegels, die drei übrigen Kerne finden wir in halber Höhe der Retinula. Dementsprechend lassen sich auch im distalen Abschnitt nur vier Sehzellen erkennen — bei der Deutlichkeit der Zellgrenzen ist es ausgeschlossen, daß ich hier irre; weiter proximal sieht man dann einige Zellkörper sich einschieben, und in der Höhe der drei proximalen Kerne, welche nicht selten auf dem gleichen Querschnitt getroffen sind, kann man an günstigen Schnitten die Grenzen von sieben Retinulazellen unterscheiden; an solchen Querschnitten erkennt man aber auch, daß hier die drei mit Kernen versehenen Zellen den Hauptanteil an der Bildung des Rhabdoms nehmen, während dieses distal nur von den drei Rhabdomeren der dort liegenden Zellen gebildet wird. Dementsprechend gibt Grenacher, dem die Kerne der Retinulazellen nicht erkennbar waren, an, daß das Rhabdom im distalen Teile deutlich die Zusammensetzung aus vier Einzelstäbchen zeigt, »denen wohl sicher ebensoviele Zellen zugehören«. während es proximal einen runden Querschnitt hat, an dem allerdings die vier Trennungslinien noch nachweisbar sein sollen«.

## Eigene Untersuchungen.

Untersucht wurden: *Stylopyga* (*Periplaneta*) *orientalis* L.
*Phyllodromia* (*Blatta*) *germanica* L.
*Ectobia lapponica* L.

## *Stylopyga (Periplaneta) orientalis* L.

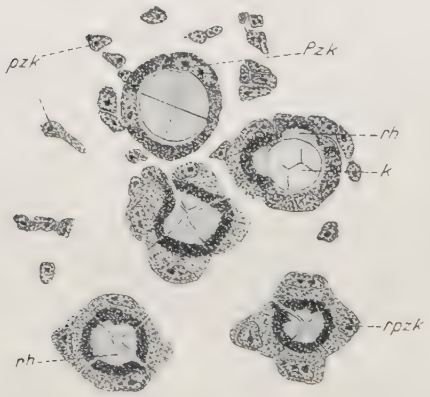
Meine Befunde an *Stylopyga orientalis* L. stimmen in der Hauptsache mit denen Hesses überein, nur in einigen Punkten kann ich seine Angaben nicht bestätigen.




Textfig. 8.

Querschnitt durch Facettenglieder von *Stylopyga orientalis* L. ♀ in der Höhe der Hauptpigmentzellkerne. Oc. 1. Ap.

Vor allem gelang es mir einwandfrei das Vorhandensein typischer Hauptpigmentzellen nachzuweisen. Auf Längsschnitten (Fig. 1 *P*) treten sie zwar nicht sehr deutlich hervor, da sie im Gegensatz etwa zu den Hauptpigmentzellen von *Forficula* nur schwach entwickelt sind und sich von den Nebenpigmentzellen daher nur wenig abheben. Besser sind sie an Querschnitten, die in der Höhe der Kristallkegel durch das Auge geführt sind, zu erkennen. Sie umgeben hier ringförmig den aus vier Teilstücken zusammengesetzten Kristallkegel (Textfig. 8).




Textfig. 9.

*Stylopyga orientalis* L. ♀. Querschnitt durch Ommatidien dicht unterhalb der Kristallkegel. Oc. 1. Ap.

Die Retinulaquerschnitte zeigen distal (s. Textfig. 9), wie es bereits Grenacher feststellte, eine Zusammensetzung aus vier Zellen, in die sich der Kristallkegel einsenkt. Entsprechend der Vierzahl der Retinulazellen treten hier auch nur vier Kerne auf. In der Abbildung wird das Rhabdom vom Pigment dicht umhüllt. Da ich proximal öfters Rosetten mit ebenfalls vier Kernen wahrnehmen konnte oder dreikernige Querschnitte und basalwärts Querschnitte mit nur einem Kern, so glaube ich nicht fehl zu gehen, wenn ich auch für *Stylopyga* die

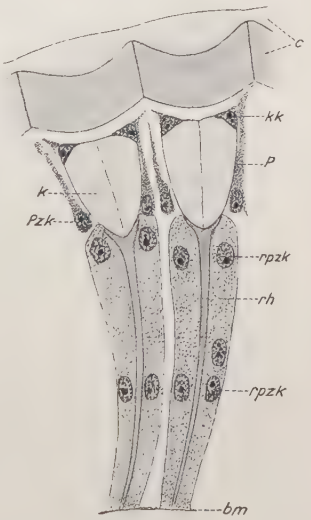
Zusammensetzung der Retinula aus acht Zellen annehme. Leider waren meine Präparate trotz längerer Entpigmentierung noch so stark pigmentiert, daß ich diese Behauptung nicht mit aller Bestimmtheit zu vertreten wage.

Die Retinulae, die sich proximalwärts verjüngen, sitzen im Augencentrum der Basalmembran nicht dicht auf, sondern sind von ihr abgehoben. In Taf. IV, Fig. 1, einem Längsschnitt durch ein Omma von *Stylopyga orientalis* L. ♀, habe ich dies Verhalten dargestellt. Das Abrücken der Ommatidien von der Membrana basilaris ist mir auch bei andern Orthopteren entgegengetreten, am auffälligsten bei *Troglophilus cavicola* Koll., *Diestrammena marmorata* de Haan und *Gryllotalpa gryllotalpa* L.

### *Phyllodromia (Blatta) germanica* L.

Die Facettenaugen von *Phyllodromia germanica* L. sind in nahezu gleicher Weise wie bei *Stylopyga* entwickelt, so daß ich mich kurz fassen kann.

Ihrer starken Divergenz entsprechend sind die Ommatidien kurz und breit. Die Cornea (Textfig. 10*c*) ist ziemlich dick, außen fast eben, auf der Innenseite stärker gewölbt. Die mächtige Innenschicht wird in Übereinstimmung mit der Anzahl der Linsen durch scharfe Furchen zerschnitten. Der Kristallkegel setzt sich aus vier Teilstücken zusammen; seine Bildungszellkerne liegen seitlich auf der Kegelbasis. Hauptpigmentzellen konnte ich auch hier auf Längs- wie Querschnitten feststellen. Die Zahl der Nebenpigmentzellen ist gering; ihre Kerne sind schmäler als die der Pigmentzellen erster Ordnung.




Textfig. 10.

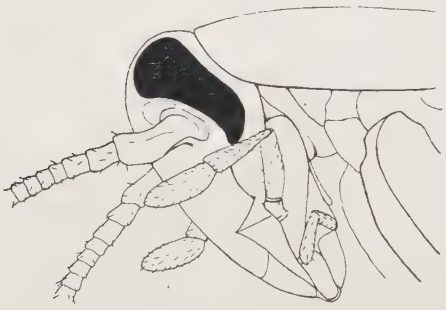
Zwei Ommatidien aus dem Auge von *Phyllodromia germanica* L. ♂ im Längsschnitt.

Die Spitze des Kristallkegels wird auch bei *Phyllodromia* von der Retinula und dem Rhabdom kelchförmig umfaßt, wenn sie sich auch nicht so weit distalwärts erstrecken wie bei *Stylopyga*. Zwischen Rhabdom und granuliertem Zellplasma hob sich oft eine hellere Schaltzone deutlich ab. Die Retinula wird vermutlich

von acht Zellen gebildet, deren Kerne auf verschiedener Höhe liegen wie bei *Stylopyga*.

Da bisher Arbeiten über die postembryonale Entwicklung und das Wachstum der Komplexaugen der Orthopteren nicht erschienen sind — Heymons, »Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren« (1895) hat gerade diese Vorgänge nicht genauer verfolgt —, will ich im folgenden einen kurzen Vergleich der Facettenaugen einer eben geschlüpften Larve und einer Imago von *Phyllodromia germanica* L. geben.

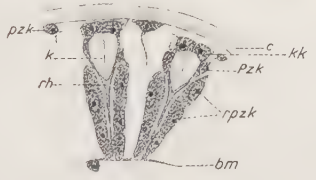
In Textfig. 11 und 12 habe ich bei gleicher Vergrößerung ihre Köpfe zur Darstellung gebracht, um zu zeigen, daß bei hemimetabolen Insekten selbst die äußere Augenform bei Larve und Imago verschieden sein kann. — Die großen flachen Facettenaugen der Imagines haben eine merkwürdig unregelmäßige Form. Sie ziehen sich über die hinteren Ecken des Kopfes hinweg und sind gegen die Fühlergrube stark ausgebuchtet. Der Zwischenraum zwischen den beiden Augen ist gering. Diese Lage der Facettenaugen ist keine primäre, sondern durch die Kopfstellung der Blattiden hervorgerufen. Er wird unter das Pronotum zurückgeschlagen, so daß bei der Betrachtung von oben fast nichts vom Kopf zu sehen ist. »Die Stellung des Kopfes hat wahrscheinlich eine Verschiebung der Facettenaugen nach oben hervorgerufen. Die Augen müssen, um funktionsfähig zu werden, eine freie Lage am Kopfe besitzen. Wenn nun die Kopfspitze nach unten und hinten sekundär gerichtet wurde, wird also der Hinterkopf nach vorn gekehrt und der freieste Teil des Kopfes wird somit die Scheitelregion. Wir sehen auch, daß bei den Blattoiden die Facettenaugen sich bestreben, so weit gegen den hinteren medialen Teil des Kopfes zu kommen wie möglich« (Holmgren 1909). Die Abbildung des Larvenkopfes deutet daraufhin, daß während der postembryonalen Entwicklung gleichfalls eine Verlagerung der Facettenaugen stattfindet.



Textfig. 11.
*Phyllodromia germanica* L. ♀.

Textfig. 12.
Kopf einer eben geschlüpften Larve von *Phyllodromia germanica* L.

Textfig. 13 gibt zwei benachbarte Ommatidien einer Larve, die eben das Eipaket verlassen hat, und Textfig. 10 zwei Einzelommatidien eines geschlechtsreifen Männchens im Längsschnitt wieder; beide sind gleich stark vergrößert. Im Larvenauge stehen die Ommatidien in verhältnismäßig weiten Abständen voneinander entfernt. Die Zahl der von einem Längsschnitt getroffenen Augenkeile ist im Imagoauge bedeutend größer. Mit dem Körperwachstum geht also nicht nur eine Vergrößerung, sondern auch eine Vermehrung der Ommen einher. Die Semperschen Kerne im Facettenauge der Larve sind relativ größer als im Imagoauge. Sie liegen der Kegelbasis kappenförmig auf, während sie im Auge des fertigen Insekts fast aufgebraucht sind. Das Verhältnis von Kristallkegel und Retinula verschiebt sich während der Ontogenie.

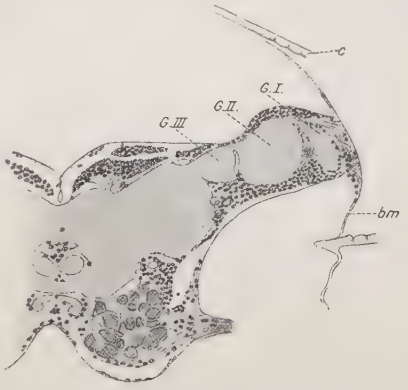



Textfig. 13.

Zwei Ommatidien aus dem Auge einer eben ausgeschlüpften Larve von *Phyllodromia germanica* L. im Längsschnitt.

Textfig. 14.

Längsschnitt durch den Ganglienapparat einer eben geschlüpften Larve von *Phyllodromia germanica* L.




Textfig. 15.

Längsschnitt durch den Ganglienapparat von *Phyllodromia germanica* L. ♂.

In Textfig. 14 und 15 sind vergleichsweise Schnitte durch das Gehirn einer jungen und einer alten Schabe dargestellt. Die Unterschiede sind aus den Abbildungen (die Vergrößerung ist nicht die gleiche) ersichtlich und bedarf keines weiteren Kommentars.

## *Ectobia lapponica* L.

*Ectobia lapponica* L. lebt nicht wie *Stylopyga* und *Phyllodromia* in Häusern, sondern wird im Freien gefunden. Ich selbst habe sie

in der Harth und im Naunhofer Forst auf Gebüsch, meist aber — Imagines und Larven — auf *Pteridium aquilinum* gefangen.

Während die Facettenaugen der beiden bisher betrachteten Blattiden tiefschwarz erscheinen, sind die Komplexaugen von *Ectobia* hellbraun. Die anatomische Untersuchung der Augen förderte nichts wesentlich Neues zutage. Sie sind genau so gestaltet, wie bei den vorhergehenden Arten, — ich sehe daher von einer gesonderten Beschreibung ab.

Erwähnt sei nur, daß wie bei *Stylopyga* und *Phyllodromia* zwischen den Facetten hier und da haarartige Sinnesorgane auftreten. Die Cornea ist an den Stellen, wo ihr die Haargebilde aufsitzen, von einem Kanal, dem sogenannten Porenkanal, durchsetzt. Dieser mündet distal in eine grubenförmige Einsenkung des Chitins. Im Grunde dieser Grube erhebt sich das Haar. Derartige Hautsinnesorgane finden sich über den ganzen Körper verstreut, und das Facettenauge als Teil der Hypodermis bleibt daher nicht frei davon.

### C. Mantodea.

#### Geschichtliches.

Von den Facettenaugen der Fangheuschrecken ist allein das Auge der auch in Mitteleuropa heimischen Gottesanbeterin (*Mantis religiosa* L.) bisher morphologisch bearbeitet worden. Die ersten genaueren Mitteilungen stammen, soweit ich die Literatur übersehe, von Leydig (1855 und 1864). Müller (1829) schreibt nur, daß er bei *Mantis religiosa* die »durchsichtigen Kegel« beobachtet hat. Leydig will gesehen haben, daß der »Nervenstab«, d. h. das Rhabdom gleich nach seinem Ursprung aus dem Ganglion opticum eine bedeutende sechskantige Verdickung bildet und distal »einfach und unmittelbar zum ‚Kristallkegel' anschwillt.« Außer diesen kurzen Bemerkungen macht er nur noch auf die verschiedene Farbe des Pigments und seine Verteilung aufmerksam. — Ausführlichere Angaben über das Auge von *Mantis* finden sich in Pattens "Eyes of Molluscs and Arthropods" (1886, S. 646—650). Ganz abgesehen von den Behauptungen über das Vorhandensein von Corneagenzellen und über die Zahl der Retinulazellen widersprechen Pattens Befunde, die zum großen Teil auf der Annahme eines organischen Zusammenhangs von Kristallkegel und Rhabdom, sowie auf der falschen Vorstellung vom Kristallkegel als reizaufnehmenden Ommenteil basieren, derartig den Tatsachen, daß eine nochmalige Darstellung des Baues dieser Sehorgane nicht unangebracht erscheint. Erwähnt sei schließlich noch, daß nach Hesse

(1908) wie »in manchen Augen eine Anzahl von Facettengliedern eine bedeutende Verlängerung erfährt: es sind das stets diejenigen, deren Divergenz geringer ist. Im Auge der Gottesanbeterin (*Mantis religiosa*) liegen diese nach der Seite und nach unten, also nach den Richtungen, aus denen die dem Tier erreichbare Beute kommt.«

## Eigene Untersuchungen.

Untersucht wurde eine ältere Nymphe von *Mantis religiosa* L.

### *Mantis religiosa* L.

Die Mantiden besitzen in Anpassung an ihre räuberische Lebensweise, bei der sie vor allem auf den Gesichtssinn angewiesen sind, an ihrem äußerst beweglichen Kopf wie die Libellen, ebenfalls typische Raubinsekten, ganz kolossale, stark vorgequollene Facettenaugen. Die Augen setzen sich aus einer ungemein großen Zahl von Facettengliedern zusammen, die sich noch dazu durch auffällig lange Kristallkegel (Taf. IV, Fig. 2 *k*) auszeichnen. Die Sehschärfe ist daher sehr groß, denn »je größer die Anzahl der Facetten und je länger die Glaskörper, desto deutlicher wird das Sehen und desto weiter reicht das relativ deutliche Sehen« (Forel 1910). Beides ist ihnen für die Erlangung ihrer Beute von Vorteil. »Die fertig ausgebildete *Mantis religiosa* fängt ihre Beute meist durch Lauern. Sie sitzt im Grase oder hat sich zwischen die Blätter eines Strauches geduckt, wo ihr grüner, flacher Leib äußerst schwer zu bemerken ist. Bewegungslos sitzt das Raubinsekt in diesem Versteck; der Kopf mit dem ersten langen Brustringel ist aufgerichtet, die Vorderbeine hocherhoben und die Schienen taschenmesserähnlich gegen die Schenkel eingeschlagen. Nur der Kopf dreht sich, alles ringsherum musternd, ja er vermag sich sogar ganz nach hinten zu drehen, so daß das Tier seinen eignen Rücken betrachten kann. Jetzt naht sich ein Insekt, es setzt sich in geeigneter Nähe nieder und ein Schlag mit einem langen Vorderbein genügt, um es in die Gewalt des Räubers zu bringen« (Tümpel 1901).

Nicht nur die ungewöhnliche Größe, auch der feinere Bau der Augen läßt darauf schließen, daß die Fangheuschrecken vom Raube andrer Insekten leben. Wie bei den Odonaten und andern räuberischen Arthropoden sind die Ommatidien der Mantodeenaugen nicht gleich lang, wenn es auch zur Ausbildung von Doppelaugen nicht kommt. Lateral und ventral erreichen sie ihre größte Länge, dorsal sind sie am kürzesten. An den Seiten und unten ist die Divergenz der Facettenglieder am geringsten; die Helligkeit der Bilder würde daher auf Kosten

der Detaillierung leiden, wenn dieser Nachteil nicht durch eine Verlängerung dieser Augenteile kompensiert würde. Dabei darf man jedoch nicht ganz außer acht lassen, daß sich — bei den saltatoren Orthopteren werde ich hierauf noch genauer einzugehen haben, — dorsal die Wachstumszone der Facettenaugen, die bei den hemimetabolen Insekten mit jeder Häutung an Facettenzahl und Größe der Einzelelemente zunehmen, befindet, demnach die dorsalen kurzen Ommen die jüngsten, die längeren ventralen die ältesten repräsentieren.

Die nur wenig divergierenden Facettenglieder liegen, wie schon gesagt, »nach den Richtungen, aus denen die dem Tier erreichbare Beute kommt«. Außerdem sind die Gottesanbeterinnen infolge der beweglichen Einlenkung des Kopfes am Thorax in der Lage, sich nicht nur einen weiten Umblick zu verschaffen, das Sehfeld zu vergrößern, sondern auch die Beutetiere zu fixieren, d. h. sie können »ihre Augen so richten, daß das Bild auf die Stelle geringster Divergenz der Augenkeile, d. h. die Stelle deutlichsten Sehens fällt« (Hesse 1910). Wir dagegen vermögen durch Bewegung des Augapfels allein, einen Gegenstand scharf ins Auge zu fassen, sein Bild auf den gelben Fleck, die Stelle des schärfsten Sehens fallen zu lassen. Daß *Mantis* in der Tat Gegenstände fixiert, davon habe ich mich an lebendem Material selbst überzeugen können.

Die eingehendere mikroskopische Untersuchung der Facettenaugen von *Mantis religiosa* L. offenbart in verschiedener Hinsicht von den Augen der übrigen Geradflügler abweichende Organisationsverhältnisse.

Taf. IV, Fig. 2, sind mehrere benachbarte Ommatidien aus dem Auge einer Larve von *Mantis religiosa* L. im Durchschnitt wiedergegeben, Textfig. 16 *a—g* stellt Querschnitte durch das Auge desselben Tieres in verschiedenen Höhen dar.

Die Cornea (Taf. IV, Fig. 2*c*), aus regelmäßig sechseckigen Facetten aufgebaut, läßt im Längsschnitt eine Zusammensetzung aus zwei differenten Schichten erkennen, von denen die untere in Übereinstimmung mit der Zahl der Facetten durch dunkler tingierte Striche in einzelne Abschnitte getrennt wird. Die äußere schmälere Lage ist homogen und färbt sich nur wenig, die etwa dreimal so starke intensiv gefärbte innere Zone löst sich bei stärkerer Vergrößerung in zahlreiche Lamellen auf. Die Wölbung der einzelnen Facetten ist nur außen merklich, innen sind sie völlig eben. — Hin und wieder treten zwischen den Facetten Sinneshaare auf, ganz ähnlich denen, wie ich sie bei den Blattiden beschrieben habe. Ihre Kerne liegen dorsal von den Kernen der Nebenpigmentzellen.

Unter der Linse, ihr dicht anliegend, finden sich die vier Semperschen Kerne (Taf. IV, Fig. 2 *kk*), die dem im Verhältnis zur Länge der Retinula recht ansehnlichen Kristallkegel kappenförmig auflagern. Der Kegel besteht deutlich aus vier Teilstücken. Das Mantidenauge ist demnach den euconen Augen zuzuzählen. Der Kristallkegel ist wie bei den Orthopteren zumeist sehr weich und daher stark geschrumpft. Die Zellgrenzen seiner Bildungszellen, die ihn allseitig umschließen, sind jedoch gut zu erkennen. Distal weist der Kristallkegel einen hexagonalen Querschnitt auf, proximalwärts wird er kreisrund. Die Zwischenräume zwischen den einzelnen Kristallkegeln waren in dem vorliegenden Präparat von einer durch die künstlichen Tinktionsmittel stark gefärbten homogenen Substanz ausgefüllt.

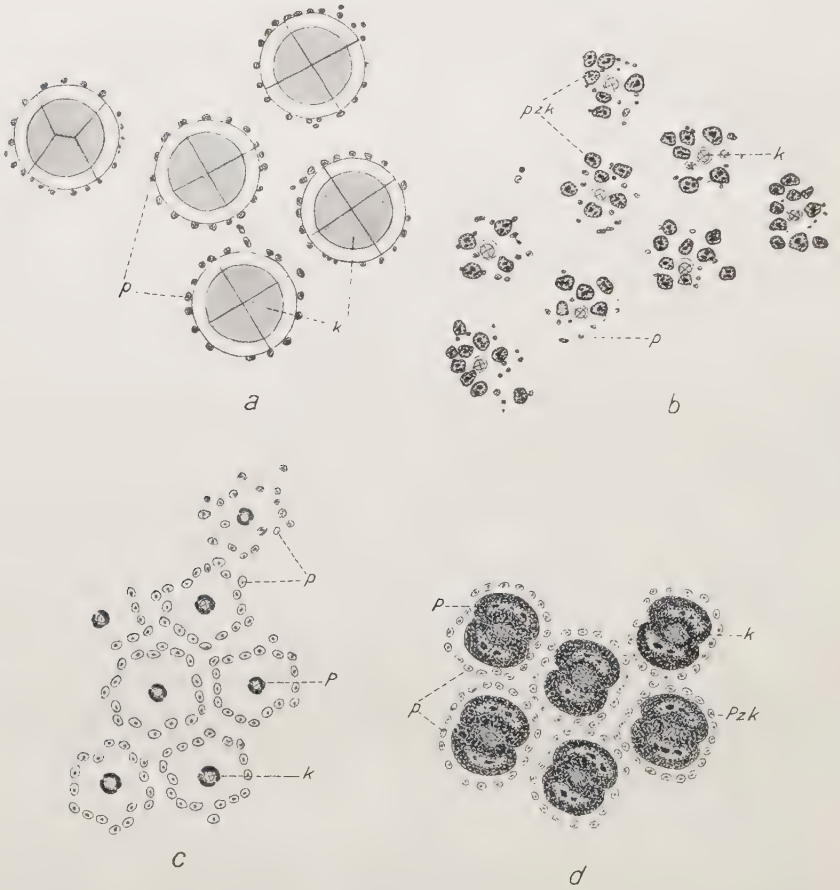
Die in Textfig. 16 mit *p* bezeichneten Gebilde sind die Querschnitte der langgestreckten Pigmentzellen zweiter Ordnung, die den Kristallkegel ringförmig umgeben und mit distaler Verbreiterung an der Innenseite der Cornea enden. Auch auf Längsansichten sind sie natürlich wahrzunehmen, nur habe ich in Taf. IV, Fig. 2, bloß ihre Kerne eingezeichnet, um die Übersichtlichkeit der Abbildung nicht zu beeinträchtigen.

Das Auge von *Mantis* unterscheidet sich insofern von denen der meisten von mir bearbeiteten Orthopteren, als bei ihnen jedem Ommatidium ein eigner Kranz von Nebenpigmentzellen zukommt. Die Behauptung Hesses (1901), daß die Nebenpigmentzellen indifferente Zellen sind, »welche zwischen den Ommen stehen, aber nicht etwa so, daß jedes Omma seinen eignen Kranz von Pigmentzellen hätte«, die bereits durch die Entdeckung Kirchhoffers (1908) bei pentameren Coleopteren und Bedaus (1911) bei Wasserwanzen sich nicht aufrecht erhalten läßt, verliert durch diesen Befund noch mehr an Berechtigung.

Textfig. 16 *b* zeigt einen Querschnitt durch die Ommatidien in der Höhe der Nebenpigmentzellkerne. Nur wenig basalwärts von ihnen beginnen die zwei reichpigmentierten Hauptpigmentzellen (Textfig. 16 *c P*), die die Spitze des Kristallkegels umfassen, bestimmter hervorzutreten. An der Stelle der stärksten Anschwellung (Fig. 2 *PzK* und Textfig. 16 *d PzK*) liegen ihre großen, etwas gebogenen Kerne. — Corneagenzellen, wie sie Patten (1886) gesehen haben will und auch abbildet, existieren nicht. Bei dem Vorhandensein typischer Hauptpigmentzellen war von vornherein zu erwarten, daß die Suche ergebnislos verlaufen würde, denn »wo Corneagenzellen auftreten, dort fehlen die Hauptpigmentzellen et vice versa« (Hesse 1908).

Ich vermute, daß Patten die distalen Verbreiterungen der Pigmentzellen, die die Farbe reichlich aufnehmen, für Corneagenzellkerne gehalten hat.

Die schlanken Retinulae (Taf. IV, Fig. 2 *re*), die sich proximalwärts nicht auffällig verjüngen, rücken, wie schon aus der Abbildung



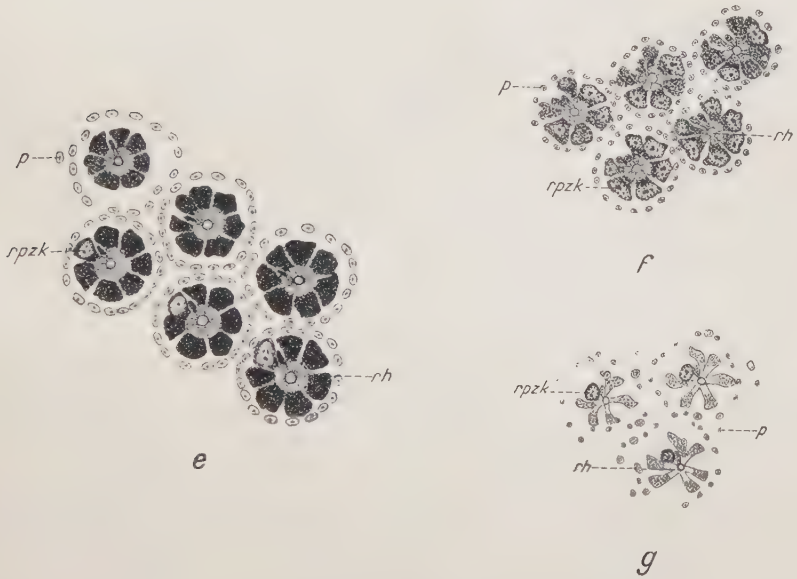

Textfig. 16 *a—d*.

Querschnitte durch den distalen Teil der Ommatidien von *Mantis religiosa* L. (Larve) in verschiedener Höhe. Oc. 1, Obj. 7.

zu ersehen ist, gegen die Augenmitte zu immer mehr von der Basalmembran ab. In der Augenpartie zwischen den unteren Enden der eigentlichen Ommatidien und der Membrana basilaris finden sich in bestimmter Streichrichtung hier und da Kerne. Sie liegen Tracheen an, die in ziemlich großer Menge in das Auge eindringen.

Die Sehzellen umgeben kreisförmig das Rhabdom, das sich kaum merklich an Stärke abnehmend durch den ganzen retinalen Ommenteil erstreckt. Um das Rhabdom ist zwar eine Schaltzone ausgebildet, eine Querstreifung, d. h. Stiftchensäume habe ich jedoch nicht zu erkennen vermocht, ebenso war eine Trennung in Rhabdomere nicht wahrzunehmen. Jedenfalls dürfte dies negative Resultat nur in der Feinheit der Elemente seinen Grund haben.

Die Retinula ist distal wie proximal deutlich achtteilig. Da die Sehzellen durch bis zum Rhabdom reichende Ein-



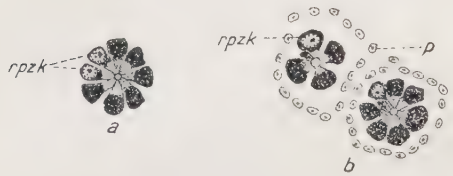

Textfig. 16 *e—g*.

Querschnitte durch den proximalen Teil der Ommatidien von *Mantis religiosa* L. (Larve) in verschiedener Höhe. Oc. 1, Obj. 7.

schnitte scharf voneinander isoliert werden, ist ein Irrtum ausgeschlossen. Die acht Sehzellen sind aber morphologisch nicht gleichwertig. — Es wird am einfachsten sein, den eigenartigen Bau der Retinula an der Hand von Querschnitten zu erläutern.

Textfig. 16 *e* zeigt einen Schnitt, der dicht unterhalb der Hauptpigmentzellen durch das obere Ende der Retinulae geführt wurde. Eine der acht Sehzellen, die Patten (1886) übersehen hat, ist rudimentär und zwar nimmt sie in den beiden Facettenaugen eine ganz bestimmte Lage ein. Einerseits ist sie auf den Querschnitten stets vom Kopfinnern ab und der Cornea zugewendet,

zweitens liegt sie konstant rechts oder links von der Retinulazelle, deren Kern am distalsten liegt und die weiter proximal erheblich an Größe abnimmt. Textfig. 16 *f* veranschaulicht dies Verhalten; die Kerne der übrigen sechs gleichgroßen Sehzellen werden, da sie nahe beieinander liegen, oft von einer Schnittebene getroffen. Textfig. 16 *g* endlich bringt den Kern der erstgenannten, wenig entwickelten Retinulazelle, der sich durch seine Lage dicht am Rhabdom auszeichnet. Daneben ist die zweite kleinere Sehzelle noch deutlich sichtbar.




Textfig. 17 *a* und *b*.
Querschnitte durch die distalen Enden anomaler Retinulä von *Mantis religiosa* L. (Larve.) Oc. 1, Obj. 7.

Ich habe zum Schluß noch auf einige Abweichungen einzugehen, die mir bei der Untersuchung dieser Augen aufgefallen sind. Textfig. 17 *a* stellt den Querschnitt einer ausnahmsweise aus acht gleichgroßen Zellen zusammengesetzten Retinula dar, doch nehmen auch hier die beiden eigentümlichen Retinulazellen durch die distale Lage ihrer Kerne eine gesonderte Stellung ein. In Textfig. 17 *b* dagegen habe ich eine nur fünfteilige Retinula abgebildet. Derartige Anomalien sind gar nicht so selten und dürften sich bei aufmerksamer Beobachtung wohl in den meisten Facettenaugen nachweisen lassen. Auch im Auge der Honigbiene z. B. bestehen nach Philipps (1905) die Ommatidien aus acht und neun Retinulazellen. Hier ist die Teilung der Zellen noch weiter gegangen, dort unterblieben.

## D. Phasmodea.

### Geschichtliches.

Über den feineren Bau des Facettenauges der Gespenstheuschrecken ist bisher so gut wie nichts bekannt. Es liegt nur eine kurze Bemerkung von Joh. Müller (1829) vor, nach dessen Beobachtungen bei *Phasma gigas* die »durchsichtigen Kristallkörper« vorhanden sind, »sie sind kurz, und ihre Seitenwände von einem hellfarbigen, undurchsichtigen Pigmente bekleidet, das nicht über die Kristallkörper reicht; zwischen den Fasern des Sehnerven liegt ein dunkles Pigment«.

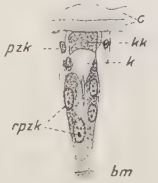
### Eigene Untersuchungen.

Untersucht habe ich verschiedene Larven und geschlechtsreife Weibchen der indischen Stabheuschrecke, *Dixippus* (*Carausius*) *morosus* Br.

### *Dixippus (Carausius) morosus* Br.

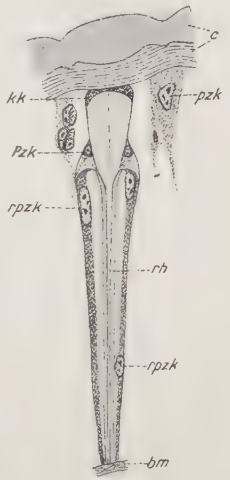
Fig. 3, Taf. IV, zeigt ein Totalbild eines nicht entpigmentierten Komplexauges von *Dixippus morosus* Br. ♀, in Textfig. 18 und 19 habe ich Einzelommatidien eines jungen und eines fertigen Tieres im Längsschnitt bei gleicher Vergrößerung zur Darstellung gebracht, Textfig. 20 *a—b* endlich veranschaulicht Querschnitte durch die Retinula einer Imago in verschiedener Höhe.

*Dixippus* besitzt ziemlich große, vorspringende, wohl ausgebildete Facettenaugen; Ocellen fehlen. Die Augen sind sehr stark pigmentiert, auch unterhalb der Basalmembran ist im Verlauf der Nervenstränge das Pigment reich entwickelt. Im Auge selbst sind vor allem die kurzen Hauptpigmentzellen in ihrem breiten proximalen Teil, der die Kerne enthält, mit einem braunschwarzen Pigment ausgestattet. Die Retinulazellen sind ebenfalls reichlich mit dunklem Pigment versehen. Es ist zumal um das Rhabdom angehäuft, so daß letzteres auf Querschnitten von einem dichten Pigmentring umgeben wird. Die Nebenpigmentzellen führen dagegen nur wenig Pigment.




Textfig. 18.

*Dixippus morosus* Br. Ommatidium einer ganz jungen Larve im Längsschnitt.




Textfig. 19.

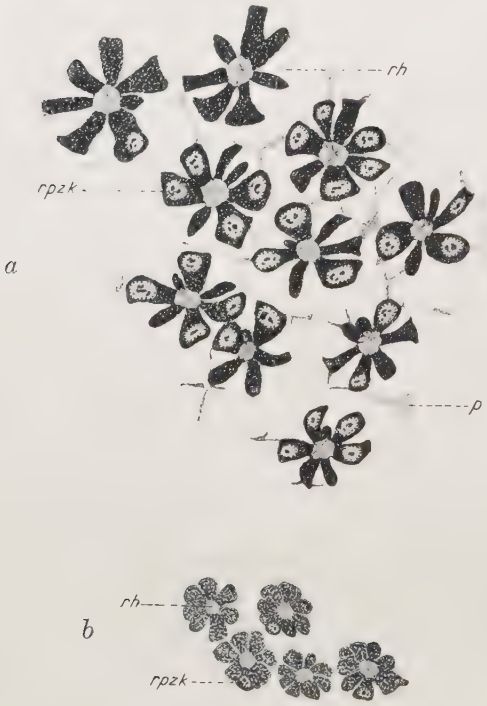
Ommatidium aus dem Auge von *Dixippus morosus* Br. ♀ im Längsschnitt.

Dorsal finden sich einige kleinere, unentwickelte Ommatidien; es ist dies die Wachstumszone des Facettenauges. Die Ommen nehmen wie bei *Mantis religiosa* L. ventralwärts ganz allmählich an Länge zu. Da *Dixippus*, wenn auch omnivor, nicht vom Raube andrer Insekten lebt, ist die verschiedene Länge der Augenkeile nicht als Anpassungserscheinung zu deuten, sondern findet ihre natürliche Erklärung im verschiedenen Alter der einzelnen Facettenglieder.

Das Einzelommatidium setzt sich wie gewöhnlich aus 14 Zellen zusammen. — Die biconvexe Cornea ist zweischichtig; während aber wenigstens bei den Orthopteren die innere Lage in der Regel bei weitem überwiegt, sind hier ausnahmsweise die helle homogene Außenschicht und die dunkle, dem Kristallkegel zugekehrte lamellöse Partie fast

gleich stark. — Fig. 19 ist einem mit Hämatoxylin-Heidenhain gefärbtem Präparat entnommen und daher die obere Schicht dunkler als die untere, während bei den übrigen meist mit Hämalaun behandelten Schnitten das Umgekehrte der Fall ist.

Zwischen Linse und Kristallkegel schieben sich die vier Semperschen Kerne ein. Im Verhältnis zum Imagoauge ist die Kristallzellhaube des Larvenauges bedeutend stärker, erst nach und nach geht demnach die Kappe in den eigentlichen chitinösen Kegel auf. Der deutlich vierteilige Kristallkegel erweist sich resistenter als sonst bei den Geradflüglern und ist daher nur wenig geschrumpft. Basalwärts wird er von der Hauptmasse der beiden Pigmentzellen erster Ordnung und ihren sichelförmig gekrümmten Kernen umfaßt. Zwar nicht so auffällig, aber doch ähnlich wie bei *Stylopyga* senkt sich die Kegelspitze zwischen die Retinulazellen ein. Die Sehzellen samt den zugehörigen Rhabdomeren weichen nämlich wie dort distal auseinander und umgreifen kelchförmig das innere Ende des Kristallkegels. — Das Facettenauge von *Dixippus* ist somit ein typisches Appositionsauge, wie ich es ohne Ausnahme für alle Orthopteren nachweisen konnte, und zwar ist es eucon. — Die Retinulazellen divergieren nur auf eine kurze Strecke, bald treten sie zusammen und umgeben auf Querschnitten rosettenförmig das nunmehr fast kreisrunde Rhabdom.




Textfig. 20 *a* und *b*.

*Dixippus morosus* L. ♀. Querschnitte durch die Ommatidien. *a*, in der Höhe des distalen Retinulaendes; *b*, oberhalb der Basalmembran. Oc. 1, hom. Imm. 1/12.

Die Zahl der Retinulazellen ist auch bei den Phasmatiden acht. Auf Schnitten durch den oberen Teil der Re-

tinulae (Textfig. 20*a*) kann man jedoch nur sieben seltener sechs zählen, weiter nach innen kommt aber noch eine achte resp. siebente hinzu (Fig. 20*b*), deren Kern tiefer liegt als die Kerne der übrigen Retinulazellen. Die Kerne liegen auf verschiedener Höhe, schon an den leichten Ausbuchtungen der Retinula läßt sich auf Längsansichten ihre Lage erkennen. Die Querschnitte durch das Rhabdom weisen zwar eine Segmentierung auf, doch ließ sich die genaue Zahl der Abschnitte nicht mit unbedingter Sicherheit feststellen, so daß ich nicht entscheiden konnte, ob sich die basale achte Sehzelle am Aufbau des Rhabdoms beteiligt.

Die Nebenpigmentzellen, etwa neun an Zahl, sind zum größten Teil mehreren Ommatidien mit dem gleichen Rechte zuzurechnen. Sie setzen sich mit einer Verbreiterung an die Hornhaut an, ihre Kerne treffen wir in der Höhe der Kristallzellkerne und der Kerne der Hauptpigmentzellen an.

Die beigegebenen Abbildungen illustrieren und ergänzen das Gesagte zur Genüge und machen weitere Worte überflüssig. Erwähnt sei nur noch, daß ich zuweilen den Eintritt von Tracheen in das Auge beobachten konnte.

## E. Saltatoria.

### 1. Acridiidae.

#### Geschichtliches.

Die ersten Angaben über das Facettenauge der Feldheuschrecken finden sich bei Leydig (1855). Nach Leydigs Beobachtung hat *Acridium coerulescens* »unterhalb der dünnen Hornschicht zweierlei Pigment, zuerst ein weißgelbes, darauf das violette. Im frischen Zustande ist die Kristallkegelsubstanz äußerst weich und vergänglich, doch läßt sich bei gehöriger Vorsicht sehen, daß sie vierfach segmentiert ist, und jedes Segment noch einen rundlichen kernartigen Fleck besitzt«. Das Rhabdom, — der Nervenstab, wie er sagt, — soll vierkantig sein. Außerdem will er innerhalb der Scheide, von der er jeden Facettenkeil umgeben glaubt, deutlich gegen sechs quergestreifte Muskeln gesehen haben, die sich nach vorn in das angehäufte Pigment verlieren. Claparède (1860) weist nur daraufhin, daß Leydig die »fadenförmig verlängerten vorderen Pigmentzellen«, d. h. die Nebenpigmentzellen »bei *Acridium coerulescens* für quergestreifte contractile Elemente in Anspruch genommen hat«. Grenacher (1879) bemerkt nur, daß er das eucone Auge von *Acridium* untersucht hat, über die Zahl der die Retinula zusammensetzenden Zellen jedoch keinen Aufschluß zu geben

vermag. Exner (1891) erwähnt, daß das Auge von *Psophus stridulus* »durch eine scharfe Linie in zwei verschieden gefärbte Hälften zerfällt«, daher die Vermutung naheliegt, daß es sich hier um ein differenziertes oder sogenanntes Doppelauge handelt, wie etwa bei den Libellen, »bei denen sich die Verschiedenheit im Bau der beiden Augenanteile schon durch die Färbung verrät.« Etwas ausführlichere Mitteilungen endlich, die aber in der Hauptsache nur das Pigment berücksichtigen, stammen von Stefanowska (1892), und zwar bezieht sich der im folgenden zitierte Passus auf *Stenobothrus pratorum*. «Toute la surface des cônes est couverte de cellules pigmentaires d'un brun jaunatre et de deux ordres; les cellules principales se trouvent de deux côtés des cônes, elles vont depuis la base de ces derniers jusqu'à la cornée; les noyaux de ces cellules sont placés à la base des cônes et autour de ces noyaux s'est accumulé fortement le pigment noir, de telle sorte qu'aux points de réunion des cônes avec les rétinules on voit une raie transversale noire formée par ce pigment. Les cellules de second ordre se trouvent entre les cônes; elles se distinguent par les prolongements très longs qu'elles envoient aux rétinules et qui les couvrent complètement. Cependant la partie antérieure des rétinules est pigmentée plus fortement que le reste. Le pigment, dans ces prolongements cellulaires, est brun rougeâtre, composé de petites granulations; il se trouve aussi dans les espaces qui séparent les rétinules. On distingue bien le corps des cellules ainsi que leurs prolongements.»

## Eigene Untersuchungen.

Meine Untersuchungen erstreckten sich auf

*Gomphocerus antennatus* Fieb. ♂,
*Psophus stridulus* L. ♂, ♀,
*Caloptenus italicus* L. ♂, ♀,
*Pezotettix salmandra* Fisch. ♀,
*Pezotettix alpestris* var. *collina* ♂,
*Tettix bipunctatus* L. ♀.

Da die Facettenaugen bei den von mir bearbeiteten Acridiern große Ähnlichkeit aufweisen, die vorhandenen Abweichungen nur belangloser Natur sind, genügt es, eines derselben eingehender zu beschreiben. Wenn ich als Beispiel gerade *Caloptenus italicus* L. wähle, so geschieht dies, weil sich die Schnittserien durch die Facettenaugen dieser Art für die mikroskopische Untersuchung besonders gut eigneten.

Bevor ich jedoch mit der genauen Darstellung der Augen von

*Caloptenus* beginne, möchte ich noch kurz auf die Schnarrheuschrecke, *Psophus stridulus* L., zu sprechen kommen, die nach Exners Vermutung differenzierte Augen besitzt, da diese wie die Doppelaugen bei manchen Libellen und Dipteren in zwei verschieden gefärbte Hälften zerfallen.

In der Tat ließ das Facettenauge von *Psophus* äußerlich eine deutlich voneinander getrennte dunkle obere und eine helle untere Partie erkennen. Der Deutung Exners stand ich indessen von vornherein sehr skeptisch gegenüber, da differenzierte Facettenaugen in der Regel nur bei räuberischen Formen auftreten, die Nahrung der Feldheuschrecken aber bekanntlich aus Pflanzenteilen besteht. Der Besitz dieser vermeintlichen Doppelaugen ist auch kein Sexualcharakter der Männchen wie bei einigen Ephemeriden und Dipteren, sondern diese Augenzeichnung kommt, wie ich konstatierte, beiden Geschlechtern zu; ist übrigens nicht auf die Oedipodidae Br. allein beschränkt, denn bei den Tryxalidae Br. speziell bei *Gomphocerus antennatus* Fieb. konnte ich dieselbe Beobachtung machen.

Schon die gleiche Größe der Facetten in den beiden verschiedenfarbigen Augenteilen sprach dagegen, daß bei der mikroskopischen Untersuchung eine morphologische und physiologische Differenzierung zu erwarten war, da bei Raubinsekten mit typischen Doppelaugen die differenten Augenteile meist einen Unterschied in der Facettengröße zeigen. Wie vorauszusehen, ergab die Untersuchung der Augen auf Schnitten einen völlig gleichförmigen Bau.

Die eigenartige Augenfärbung hat einen ganz andern Grund. Ober- und Unterseite von *Psophus stridulus* L. sind wie bei vielen mimetisch gefärbten Insekten verchiedenfarbig, erstere ist dunkel, letztere hell. »Die weiße Farbe der Unterseite reflektiert das Licht, wodurch die Schlagschatten durchleuchtet und abgeschwächt werden, was weiterhin zur Folge hat, daß das Individuum auf dem Untergrund sich weniger abhebt, schwieriger zu sehen ist« (Vosseler 1903). Die lichte Färbung der Unterseite geht nicht allmählich in die dunkle Färbung der Oberseite über, sondern beide werden durch eine ziemlich scharfe Linie getrennt, die über das Auge, das also auch in dieser Beziehung gegenüber der Körperhypodermis keine Sonderstellung einnimmt, hinwegzieht und so differenzierte Augen vortäuscht.

### *Caloptenus italicus* L.

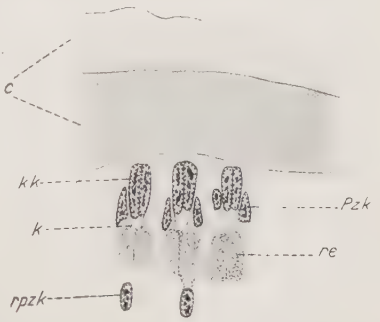
Wiewohl die Acridier Pflanzenfresser sind und ganz im Gegensatz zu den nahverwandten Locustiden animalische Kost verschmähen, be-

stehen die Komplexaugen von *Caloptenus* sowie der übrigen von mir untersuchten Arten aus auffällig viel Facettenkeilen. Die reiche Ommenzahl erklärt sich jedoch dadurch, daß einerseits, wie ich später noch begründen werde, die Feldheuschrecken ihrer sympathischen Schutzfärbung wegen gutsehender Augen bedürfen. Anderseits verlangt aber auch ihre eigenartige Bewegungsweise, ihr Sprungvermögen, dessen sie sich bei der Flucht vor drohender Gefahr bedienen, eine große Facettenzahl. Alle springenden Insekten sind im Besitz großer, vorspringender Facettenaugen, denn für sie ist es genau wie für die fliegenden Formen von großer Wichtigkeit, auch auf weitere Entfernung noch deutlich sehen zu können, soll der Sprung nicht ins Ungewisse erfolgen; und, wie leicht einzusehen, wird die Kurzsichtigkeit der Arthropoden um so geringer sein, je größer die Zahl der Facetten und je stärker die Wölbung der Augen ist. »Jene Insekten, die große convexe Augen mit vielen Facetten besitzen, sehen offenbar nicht nur sehr deutlich, sondern auch in viel größere Entfernung als solche mit kleinen flachen Augen« (Forel 1910). Forel meint sogar, daß die Insekten imstande sind, Entfernungen abzumessen. »Beobachtung hat uns gelehrt, daß verschiedene Insekten, selbst wenn sie kurze Zeit ruhig sitzen, die Entfernung bewegungsloser Gegenstände abzuschätzen vermögen. Dies läßt sich am deutlichsten bemerken an der Präzision, mit der sich eine männliche Fliege aus dem Ruhezustand heraus auf eine weibliche stürzt, oder an den »Flugsprüngen« gewisser Insekten wie *Cicindela*, *Buprestis* usw. Solche Bewegungen sind das Werk eines Augenblicks. Wenn jedoch das Insekt nicht im Moment des Losschnellens die Entfernung genau abgemessen hätte, so würde es sein Ziel unbedingt verfehlen.« Daß dies bis zu einem gewissen Grade auch für die saltatoren Orthopteren gilt, läßt sich u. a. aus einer Beobachtung schließen, die Tümpel (1901) mitteilt: »Bei der nicht zirpenden oder wenigstens für unsre Ohren stummen Art *Pezotettix pedestris* findet eine andre Art des Aufsuchens der Weibchen statt. Das Männchen lauert auf vorüberlaufende Weibchen und springt aus einiger Entfernung auf seinen Rücken.«

Bei der großen Zahl der Ommatidien ist ihre Divergenz nur sehr gering und so mußten die einzelnen Facettenglieder (Taf. IV, Fig. 4) sehr lang werden, um noch genügend Licht einlassen zu können. Die Ommen sind nach dem gewöhnlichen Schema der euconen Augenkeile gebaut. Gegen den Scheitel werden sie klein und unansehnlich, verlieren immer mehr den Ommencharakter und machen allmählich langgestreckten Hypodermiszellen Platz. Auf diese wiederum folgen

Hypodermiszellen von üblichem Aussehen, die bei den Heuschrecken reichlich mit Pigment versehen sind.

Die Cornea (Taf. IV, Fig. 4*c*), ein wenig dünner als der übrige Chitinpanzer, ist immerhin noch mächtig zu nennen. Über der Wachstumszone am Augenhinterrand (Textfig. 21) läßt sie die Facettierung vermissen. Dem Bau der Cuticula entsprechend ist die Hornhaut ebenfalls zweischichtig. Die Epidermis ist sehr dünn, stark lichtbrechend und homogen, die Dermis dagegen ist sehr stark und setzt sich aus zahlreichen Lamellen zusammen. Die einzelnen Linsen sind bedeutend dicker als breit. Außen wie innen ist die Linsenwölbung minimal. — Zwischen je drei Facetten finden sich, wenn auch selten, Haargebilde, die ganz ähnlich auch bei *Tettix bipunctatus* L. auftreten. Die Kerne der Haarzellen, etwa drei an Zahl, liegen wie die Kerne der Nebenpigmentzellen zwischen den Ommatidien, besitzen aber nicht deren langgestreckte Form und liegen außerdem dicht unter der Cornea distal von den Nebenpigmentzellkernen.




Textfig. 21.

Längsschnitt durch den distalen Teil dreier Facettenglieder der Wachstumszone von *Caloptenus italicus* L. ♂. Oc. 1, Obj. 5.

Direkt unter der Cornealinse treffen wir auf die Semperschen Kerne (Taf. IV, Fig. 4 *kk*), die eine ziemlich starke Haube über dem Kristallkegel bilden. Bei *Caloptenus* haben sie nicht wie sonst eine kernartige Beschaffenheit, sondern erscheinen homogen und chitinös, färben sich aber mit Hämalaun dunkler als die eigentlichen Kristallkegel und heben sich dadurch deutlich von diesen ab. Die Kegel selbst sind sehr lang, schlank, distal abgerundet und proximal zugespitzt. Im frischen Zustand sind sie weich und deshalb bei der Konservierung geschrumpft. Die Zahl der Semperschen Kerne und der Kegelsegmente beträgt vier; eine Ausnahme macht *Psophus stridulus* L., wo neben vierteiligen häufig fünfteilige Kappen und Kegel vorkommen.

Bei der genauen mikroskopischen Untersuchung der dorsalen Augenpartie, d. h. der Wachstumszone, stellte es sich heraus, daß die Ommatidien hier durchaus nicht als eucon zu bezeichnen sind, da echte Kristallkegel fehlen, vielmehr sich an dieser Stelle »Kernkegel« (Textfig. 21 *kk*) finden. An ihrem proximalen Ende und zwar ventral-

wärts immer deutlicher läßt sich aber bereits der Beginn der Kristallkegelbildung erkennen.

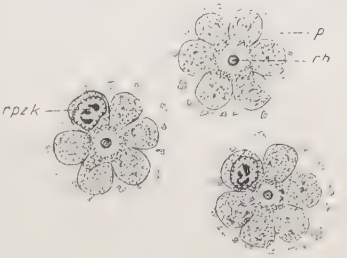
Vom Kristallkegel werden seitlich eintretende Lichtstrahlen außer von zahlreichen Nebenpigmentzellen, die sich von der Cornea bis zur Basalmembran erstrecken, und deren längliche Kerne sich um die Mitte des Kegels gruppieren, von zwei großen Hauptpigmentzellen abgehalten. Ihre Kerne, sowie die Hauptmasse des Plasmas und des Pigments liegen dem oberen Retinulaende auf, distalwärts sich verschmälernd ziehen sie als dünner Wandbelag am Kegel bis zur Cornea herauf. Da ihre Kerne (Taf. IV, Fig. 4 *PzK*) im Gegensatz zu den Kernen der Nebenpigment- und Retinulazellen eine horizontale Lage einnehmen, haben sie auf Längsschnitten eine rundliche Form. In der Wachstumszone sind sie (Textfig. 21 *PzK*), wenn überhaupt schon deutlich zu unterscheiden, noch vertical gestellt. Die Hauptpigmentzellkerne sind bei den Acridiern, was nicht häufig zu beobachten ist, nicht sichelförmig gekrümmt und liegen oft in erheblichem Abstand vom Kegel. — Während das Pigment der Nebenpigmentzellen einen gelblichen Ton besitzt, ist die Farbe des Hauptpigments eine mehr rötliche.

Die Retinulae, sehr lang und in ihrem ganzen Verlauf fast gleich dick, werden von vorn bis hinten von dem gleichmäßigen Rhabdom (Taf. IV, Fig. 4 *rh*) durchsetzt, an dem irgendwelche Struktur nicht zu erkennen ist, wohl aber eine Schaltzone, die das kreisrunde Rhabdom ringförmig umgibt. Nur bei *Tettix bipunctatus* L. konnte ich eine Auflösung des Rhabdoms in Rhabdomere wahrnehmen, die genaue Segmentzahl ließ sich jedoch bei der Feinheit der Elemente nicht feststellen. Das Rhabdom schließt, wie in allen Appositionsaugen, eng an den Kristallkegel an, nur schwer läßt sich entscheiden, daß es nicht kontinuierlich in den Kristallkegel übergeht.

Die Retinulazellen führen das gleiche gelbliche Pigment wie die Nebenpigmentzellen, welches, nebenbei bemerkt, auch in den Hypodermiszellen vorhanden ist. Das Pigment umhüllt namentlich das Rhabdom, im peripheren Plasma treten nur vereinzelte Körnchen auf. Auch unter der Basalmembran der Facettenaugen, der Fortsetzung der Basalmembran der Körperhypodermis, sind die Nervenstränge mit Pigment bedeckt.

Was die Zahl der Retinulazellen anbetrifft, so kann ich hierüber leider keinen befriedigenden Aufschluß geben, da sich bei den Acridiern nur im distalen Retinulaabschnitt Zellgrenzen entdecken lassen, proximal aber nicht mehr deutlich nachzuweisen sind. Erschwert wird die Orientierung außerdem dadurch, daß nicht alle Sehzellen von

der Spitze des Kristallkegels bis zur Membrana basilaris reichen, und das Rhabdom eine Segmentierung vermissen läßt. Um das distale Ende des Rhabdoms von *Caloptenus* gruppieren sich sechs Zellen (Textfig. 22), von denen jedoch eine bald verschwindet, denn auf tieferen Schnitten kann ich meist nur noch fünf Zellen zählen. Wahrscheinlich schieben sich basalwärts, wenigstens nach der Lage der Retinulakerne auf Längsschnitten zu urteilen, noch zwei Sehzellen ein, so daß wohl auch bei den Acridiern wie bei den anderen Orthopteren acht Zellen je eine Retinula zusammensetzen. Mindestens dürften es deren sieben sein, denn bei einigen Feldheuschrecken, z. B. *Tettix bipunctatus* L., habe ich dicht über der Basalmembran u. a. siebenstrahlige Rosetten gefunden.




Textfig. 22.
Querschnitt durch den distalen Teil der Retinula von *Caloptenus italicus* L. ♂. Oc. 1, Ap.

Bemerkenswert ist die Anordnung der Retinulazellkerne. Es lassen sich, wie aus Taf. IV, Fig. 4, zu ersehen ist, drei Regionen unterscheiden, deren Kerne in Größe, Form und Chromatingehalt merklich verschieden sind. In der Hauptsache sind die Kerne im mittleren Teil der Retina gelegen.

### 2. Locustidae.

#### Geschichtliches.

Die Facettenaugen der Laubheuschrecken haben bis jetzt nur wenig Beachtung gefunden, die vorliegenden Mitteilungen in der Literatur beschränken sich im wesentlichen auf Angaben allgemeiner Art.

Joh. Müller (1829) begnügt sich damit, auf das Vorkommen von Kristallkegeln, von »kegelförmigen Kristallkörpern«, wie er sie nennt, im zusammengesetzten Auge der grünen Heuschrecke, *Locusta viridissima* und einer ausländischen Art, *Locusta myrtifolia*?, hinzuweisen. Nach seinen Beobachtungen sind bei ersterer die Kegel vorn »abgerundet, hinten laufen sie sehr spitz zu«, bei der letztgenannten sind sie »kurz und enden unten gegen die Fasern des Sehnerven stumpf«. Seine Bemerkungen über das Pigment kann ich wie die Leydigs (1855) übergehen, will nur erwähnen, daß nach Leydigs Beobachtung an *Schizodactyla monstrosa* Nervenstab und Kristallkegel eine morphologische Einheit bilden. Claparède (1860) stellte das Vorkommen

von vier Semperschen Kernen an der unteren Fläche jeder Facette bei *Locusta* sp. fest. Grenacher (1879) hat zwar verschiedene Orthopteren, darunter auch *Locusta* einer Untersuchung unterzogen, doch geht er auf die genauen Verhältnisse bei letzterer nicht näher ein. Er bemerkt nur ganz allgemein, daß die Orthopteren zu den Insekten gehören, bei denen »die Stäbchensäume sämtlicher Zellen der Retinula zu einem axialen, anscheinend einfachen Strang (dem Rhabdom) verschmelzen«, und wo die Sehzellen »auf Querschnitten rosettenartig um den axialen Strang angeordnet sind«. Ausdrücklich fügt er hinzu, daß es ihm bei *Locusta* wie bei den Acridiern nicht gelungen ist, über die Zahl der Elemente Aufschluß zu erhalten. — Carrière (1885) konstatiert, daß die Facetten der Cornea bei *Locusta* »ganz unbestimmt und wechselnd in bezug auf Größe und Gestalt« sind. — Nach Exner (1891) endlich hat *Locusta viridissima* ein ausgesprochenes Tagauge, recht ähnlich dem der Hornisse (dicke Cornea, kleine Kristallkegel . . .). »Nur sind die Kegel bis gegen die Spitze hin in ein grüngelbes Pigment, also wieder eine Art Iristapetum gehüllt, welches das Licht stark reflektiert. Die Spitze der Kegel, sowie der ganze Sehstab und die Schichte der Opticusfasern des Ganglions sind reichlich mit Pigment versehen.«

Da seitdem weitere Mitteilungen nicht erschienen sind, die bisherigen spärlichen Angaben sich überall verstreut finden und noch dazu fast ausschließlich auf *Locusta viridissima* Bezug nehmen, halte ich eine erneute zusammenfassende Beschreibung auf Grund eines auf weitere Arten ausgedehnten Studiums nicht für unangezeigt.

## Eigene Untersuchungen.

Untersucht wurden:

*Phaneroptera quadripunctata* Br. ♂,
*Locusta viridissima* L. Larven,
*Decticus verrucivorus* L. ♀,
*Pholidoptera cinerea* L. (*Thamnotrizon cinereus* L.) ♂,
*Thamnotrizon chabrieri* Charp. ♀,
*Troglophilus cavicola* Koll. ♂ und weibliche Larve,
*Diestrammena marmorata* de Haan ♂ und Larve.

Der Kopf ist bei den Locustiden wie bei den Feldheuschrecken ebenfalls senkrecht gestellt, weshalb man sie auch »Heupferde« genannt hat. Außer den beiden langen und außerordentlich biegsamen Antennen sitzen am Kopf zwei große, vorstehende, wohlentwickelte Facettenaugen. Ocellen treten, wenn auch häufig rückgebildet, nach den Unter-

suchungen Links (1909) immer in der Dreizahl auf. Die Facettenaugen »stehen zu beiden Seiten des Kopfes und zwar möglichst weit nach vorn, wodurch das Tier nach vorn und nach den Seiten sehen kann« (Tümpel 1901).

Auch bei den Laubheuschrecken ist die Facettenzahl der Larvenaugen nicht die definitive, sondern nimmt von Häutung zu Häutung zu. Wir sehen daher auch bei ihnen dorsal eine Wachstumszone, die sich schon äußerlich durch ihre abweichende Färbung mehr oder minder scharf von der fertigen Augenpartie abhebt. Es erinnern diese Verhältnisse bei den Orthopteren ganz an die bei Krebsen, wo zuerst von Claus bei *Branchipus* und *Nebalia* und dann von Parker bei *Astacus fluviatilis* L. die Vermehrung der Ommatidien des Komplexauges von einer dorsal gelegenen Wachstumszone aus entdeckt wurde. Ihre Beobachtungen wurden von Herbst (1899) ergänzt, der bei *Palaemon* in der Mitte der Dorsalseite des Auges »neben dem eigentlichen Auge gleichsam ein kleines Nebenauge vorfand, das sich besonders durch seine schwärzere Färbung von dem übrigen Auge unterscheidet und aus nicht typisch ausgebildeten Ommatidien besteht. In diesem kleinen schwarzen Fleck oder richtiger in den Hypodermiszellen, welche denselben umgeben, erblicke ich die Knospungszone, von der normalerweise — wenn auch vielleicht nicht ausschließlich — die Bildung neuer Elemente des zusammengesetzten Auges ausgeht.« Bei den Insekten war bisher etwas derartiges nicht bekannt und auch bei den Crustaceen werden noch in neuester Zeit die randständigen unfertigen Ommata oft als verkümmerte Facettenglieder angesehen. Die von mir bei einer ganzen Reihe von hemimetabolen Insekten beobachtete Wachstumszone ist noch insofern interessant, als es meine Ansicht beweist, daß die frappante Ähnlichkeit zwischen den Facettenaugen der Crustaceen und Insekten doch wohl nicht durch Konvergenz der Ausbildung entstanden ist, wie es von verschiedenen Autoren behauptet wird, eine Anschauung, der ich mich auf Grund meiner Studien durchaus nicht anschließen kann.

Die Facettenaugen der Laubheuschrecken, wenigstens soweit ich sie bearbeitet habe, zeigen in allen wesentlichen Punkten fast durchweg die gleiche Entwicklung. Da ich Vertreter der verschiedensten Familien herangezogen habe, glaube ich kaum, daß bei einer vollständigeren Untersuchung etwas Neues herausspringen wird. Es verlohnt sich daher nicht, die Augen der einzelnen Arten nacheinander ausführlich zu beschreiben, sondern ich werde ein typisches Beispiel herausgreifen und nur noch speziell auf die Augen der Larven, sowie die der

Höhlenlocustiden, eingehen, da letztere in Anpassung an ihr Leben im Dämmerlicht etwas abweichende Bauverhältnisse aufweisen.

### *Locusta viridissima* L.

Die Larven der Laubheuschrecken »führen auf den Spitzen der höchsten Grashalme, namentlich an den Rändern kleiner Bäche, ein für Raupen, Fliegen und dergleichen Insekten gefährliches Räuberleben«. (Tümpel 1901). Läßt sich irgendein Insekt in geeigneter Nähe nieder, so wird es nach sorgfältigem Betasten mit den vielgliedrigen, höchst beweglichen Fühlern durch einen kurzen, eigentümlichen Sprung erhascht; mit wunderbarer Gewandtheit Schmetterlinge z. B. stets derart, daß, wie Tümpel angibt, ihr Kopf vor den Kopf der Larve zu liegen kommt. Daß sie hierzu guter Sehorgane bedürfen, ist klar, und ihre Facettenaugen setzen sich dementsprechend aus einer beträchtlichen Anzahl funktionsfähiger Ommatidien zusammen. Dies allein würde eine gesonderte Beschreibung der Larvenaugen nicht rechtfertigen, im Vergleich mit den Augen ausgebildeter Tiere zeigen jedoch die einzelnen Facettenglieder außer Abweichungen untergeordneter Art einige andre Bauverhältnisse, die in verschiedener Hinsicht besonderes Interesse beanspruchen, so daß ein kurzer Hinweis auf diese Befunde nicht unangebracht erscheint. Vor allem beweisen sie aufs deutlichste, daß man die Larvenaugen der hemimetabolen Insekten durchaus nicht in jeder Beziehung den Imagoaugen gleichsetzen kann.

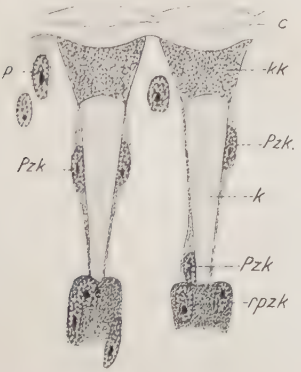
Textfig. 23 ist dem Auge einer eben geschlüpften, Textfig. 24 dem Auge einer etwas älteren Larve entnommen.

Die Hornhaut ist wenig entwickelt, dünner als die angrenzende Cuticula. In Textfig. 24, die einem frischgehäuteten Tier entstammt, läßt sie die gewöhnliche Zusammensetzung aus den beiden in Färbung und Struktur differenten Schichten vermissen. Die Facetten sind nach außen nur wenig, nach innen etwas deutlicher gekrümmt.

Unter der Cornea stößt man auf die Semperschen Kerne (Textfig. 23 *kk* und 24 *kk*), die die Kegelbasis überdecken und von überraschender Mächtigkeit sind. Vergleicht man die mit derselben Vergrößerung entworfenen Medianschnitte durch das Auge der beiden verschiedenen Larvenstadien, so fällt sofort auf, daß bei jugendlichen Larven die Kappe bedeutend höher ist als in späteren Stadien. Bei älteren Larven ist die Umwandlung der chromatinreichen Substanz in den eigentlichen Kristallkegel sichtlich weiter vorgeschritten. Im Omma des Imagoauges ist sie häufig fast ganz in den Kegel aufgegangen. Man findet der Kegelbasis seitlich anliegend nur noch Reste

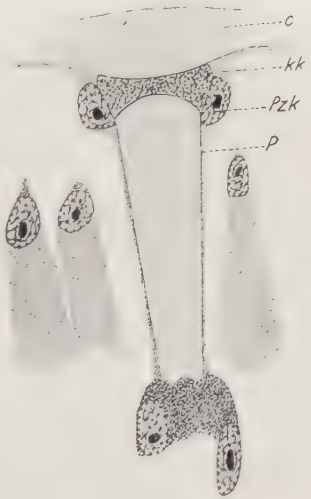
davon, und die Grundfläche des Kegels ist höchstens noch mit einem schwachen Überzug der sich mit Hämalaun intensiv färbenden Kernmasse versehen. Daß aus dem gleichen Grunde diese sich mit Hämalaun intensiv blau färbende, chromatinreiche Plasmaschicht der embryonalen Ommen der Knospungszone bedeutend größer ist als die der fertigen Augenkeile, bedarf nach vorstehendem keiner weiteren Erklärung.

Die schmalen Kegel sind oben leicht abgerundet, proximalwärts laufen sie sehr spitz zu und dringen zwischen die Retinulazellen ein. Zwar waren sie etwas geschrumpft, ließen aber trotzdem eine vierfache Segmentierung erkennen. Im Unterschied von den Kegeln im Imagoauge sind sie im Verhältnis zum ganzen Ommatidium




Textfig. 23.

Längsschnitt durch den distalen Teil zweier Ommatidien von *Locusta viridissima* L. (Larve.)




Textfig. 24.

Längsschnitt durch den distalen Teil eines Ommatidiums einer frisch gehäuteten Locustidenlarve.

relativ bedeutend länger; sie beanspruchen fast die Hälfte der gesamten Ommenlänge.

Die Ommata der Larven stehen ziemlich weit auseinander, — ich erinnere an das ganz ähnliche Verhalten der Ommen im Komplexauge der Blattidenlarven —, und rücken mit der Zeit immer dichter zusammen. Die Zwischenräume werden von den Nebenpigmentzellen ausgefüllt, deren Kerne, wie mir schien, im Auge jüngerer Larven näher an der Cornea liegen als bei älteren, wo sie von der Cornea abgerückt sind. Es ist unschwer einzusehen, daß hier wie in andern Fällen, wo die Ommen weiter voneinander entfernt sind und die biconvexen Facetten durch plane Cuticulapartien getrennt werden, die Nebenpigmentzellen sich an der Bildung der Cornea beteiligen müssen. Daß

dies, meiner Ansicht nach, sogar ihre Hauptfunktion ist und nicht etwa die optische Isolierung der einzelnen Facettenkeile gegeneinander, habe ich bereits an andrer Stelle näher begründet.

Die gedrungenen Retinulae zeigen noch kein so festes Gefüge wie im Imagoauge. Das Rhabdom ist nur schwach entwickelt, Trennungslinien von Rhabdomsegmenten konnte ich nicht wahrnehmen. Die Kerne der Sehzellen finden sich auf verschiedener Höhe im distalen Abschnitt der Retinula. Querschnitte durch diese Region ergaben Rosetten mit drei bis sechs Kernen. Die Lage der Kerne kann man schon äußerlich an den leichten Vorsprüngen der Retinula erkennen. Die Zellgrenzen waren sehr undeutlich, ihre genaue Zahl ließ sich deshalb nicht feststellen.

Auch bei den Larven kann man den Eintritt von Tracheen ins Auge verfolgen.

Absichtlich habe ich bis jetzt die Hauptpigmentzellen völlig unberücksichtigt gelassen, da ich auf ihr Verhalten sowie das ihrer Kerne die Aufmerksamkeit ganz besonders lenken möchte.

Im Imagoauge der Saltatoren wie überhaupt fast aller Insekten liegen die Kerne der Hauptpigmentzellen der Kristallkegelspitze dicht an. Die Zellen selbst sitzen dem oberen Abschnitt der Retinula auf (Textfig. 25, Taf. IV, Fig. 4 u. a.) und hier in ihrem proximalen, meist abgerundeten, verbreiterten Ende haben wir nicht nur die Kerne, sondern auch die Hauptmasse des Plasmas und des Pigments vor uns. Distal laufen sie spitz zu; bei einiger Aufmerksamkeit läßt sich jedoch, was ich betone, in allen Fällen nachweisen, daß sie bis zur Cornea emporreichen und hier meist mit einer kleinen Verbreiterung enden.

Das ist im Larvenauge durchaus nicht der Fall. In manchen Ommen (Textfig. 24 *PzK*) finden wir die beiden Kerne der Hauptpigmentzellen bisweilen noch dicht unter der Cornea seitlich von den Semperschen Kernen, so daß Kristallzellkerne und Hauptpigmentzellkerne eines Ommatidiums vom selben Querschnitt getroffen werden. Die Hauptmasse der Pigmentzellen erster Ordnung liegt im Gegensatz zum Imagoauge distal, und die Zellen ziehen sich als dünner Belag an den Seiten des Kristallkegels herab. Auf tiefer geführten Querschnitten wird der Kegel daher nur von einem schmalen Pigmentring umgeben. In andern Ommen wieder haben sich die beiden Hauptpigmentzellkerne schon weiter proximalwärts verschoben und werden etwa in der Mitte des Kegels angetroffen. In ein und demselben Facettenauge, ja selbst in ein und demselben Omma können sie eine ganz verschiedene Lage einnehmen, wovon Textfig. 23 ein

schwaches Abbild gibt. Kurzum, die Kerne der Hauptpigmentzellen wandern während der Entwicklung der Larve zur Imago mehr und mehr am Kristallkegel abwärts, bis sie ihre definitive Lage am proximalen Kegelende erreicht haben.

Es kann kaum einen schöneren und überzeugenderen Beweis für die Identität von Corneagenzellen und Hauptpigmentzellen geben als diese allmähliche proximale Verlagerung der Hauptpigmentzellen und ihrer Kerne.

Während die Facettenaugen von Krebsen und Insekten in ihrem sonstigen Bau vollkommen übereinstimmten, glaubte man lange Zeit insofern einen fundamentalen Unterschied annehmen zu müssen, als sich bei ersteren, um von den wenigen Ausnahmen abzusehen, zwischen Cornea und Kristallzellen zwei »Corneagenzellen« einschalten, die sich im Insektenauge in der Regel nicht finden, dafür aber hier seitlich am Kristallkegel zwei »Hauptpigmentzellen« auftreten. Diese scheinbare Kluft wurde — wenigstens in rein morphologischer Hinsicht durch verschiedene Entdeckungen Hesses (1901) überbrückt, so daß wir seitdem »die Hauptpigmentzellen der Insekten mit den Corneagenzellen der Crustaceen homologisieren« dürfen.

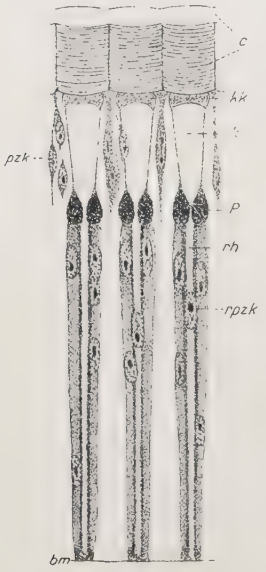
Den Übergang von den Facettenaugen der Crustaceen zu den Facettenaugen der höheren Insekten bildet das Auge von *Lepisma saccharina* L. »Seitlich von den Kristallzellen, ebenfalls der Linsenoberfläche dicht anliegend, finden wir zwei andre Zellen mit großen, mehr oval gestreckten Kernen, die reichlich Chromatin und ein deutliches Kernkörperchen enthalten. Sie schieben sich nur ganz wenig zwischen Linse und Kristallzellen ein; der Vergleich mit Poduren und *Machilis* nötigt uns, sie als Corneagenzellen anzusehen, die wir eigentlich zwischen Cornealinse und Kristallzellen erwarten sollten« (Hesse 1901). Hesses Behauptung, daß Corneagenzellen und Hauptpigmentzellen der Insekten sowie Corneagenzellen der Krebse und Hauptpigmentzellen der Insekten homolog sind, wird durch meine Resultate voll und ganz bestätigt. Deutlicher als bei den Holometabolen geht bei den Locustiden während der Ontogenie die Umwandlung der Corneagenzellen zu Hauptpigmentzellen vor sich, denn es ist als sicher anzunehmen, daß auf noch früheren Entwicklungsstadien die Hauptpigmentzellkerne zwischen Cornea und Kristallzellen liegen, wie es von Philipps (1905) für die Honigbiene und von Johansen (1893) für *Vanessa urticae* L. nachgewiesen wurde.

Der Folgerung, die Hesse (1901) aus der Tatsache ableitet, daß bei *Lepisma* die Corneagenzellen »nicht zwischen Kristallkegel und

Cornealinse, sondern seitlich von dem Kristallkörper liegen«, nämlich, daß sich hier die Kristallkegelzellen am Aufbau der Cornea beteiligen und dies den Übergang zu den höheren Insekten darstellt, »wo die Kristallkegelzellen allein die Cornea absondern«, und die zu Hauptpigmentzellen gewordenen Corneagenzellen für die Produktion der Cuticula nicht mehr in Frage kommen, kann ich mich nicht anschließen. Daß sich nur ihre Lage, nicht ihre Funktion geändert hat, habe ich bereits ausführlich dargetan.

### *Thamnotrizon chabrieri* Charp.

Textfig. 25 stellt einen Längsschnitt durch drei benachbarte Ommen aus dem Auge von *Thamnotrizon chabrieri Charp.* vor, in Fig. 26 *a*—*c* sind Querschnitte durch die Hauptpigmentzellen und den oberen und mittleren Abschnitt einer Retinula wiedergegeben.




Textfig. 25.

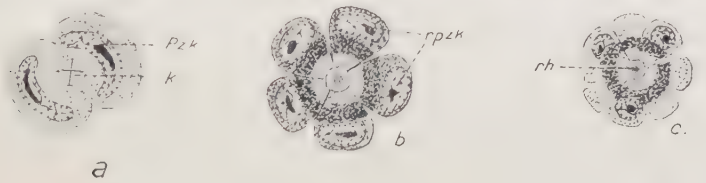
Drei Ommatidien aus dem Auge von *Thamnotrizon chabrieri* Charp. ♀ im Längsschnitt.

Die Facettenaugen der Locustiden zeigen große Übereinstimmung mit den Facettenaugen der Acridier. Sie sind eucon und die Bilderzeugung geschieht durch Juxtaposition. Die Cuticula (Textfig. 25 *c*) über dem Auge ist meist sehr mächtig und wird wie gewöhnlich von zwei Schichten gebildet, von denen die innere beträchtlich stärker ist als die äußere. Letztere ist unfärbbar und homogen, die untere baut sich aus zahlreichen schalenartig übereinander geschichteten Lagen auf. Die Facetten sind nach außen nur mäßig gewölbt, häufig ganz glatt, auch ihre distale Krümmung ist nur gering. Ganz selten stehen bei manchen Laubheuschrecken wie z. B. bei *Decticus verrucivorus* L. und *Pholidoptera cinerea* L. zwischen den Facetten Haargebilde, die den bei *Ectobia lapponica* L. geschilderten Bau haben und auch sonst in der Cuticula auftreten.

Zwischen Cornea und Kristallkegel findet sich eine tiefblau gefärbte, chromatinreiche Substanz, die auf Querschnitten durch ein feines Fadenkreuz, die Zellgrenzen der kristallogenen Zellen, in vier Teile zerlegt wird. Sie zieht sich an den Seiten des Kegels etwas herab, so daß auf günstigen Schnitten der helle Kristallkegel von einem Ring intensiv

blau gefärbten Plasmas eingeschlossen wird. Die Kegel, die proximal spitz zulaufen und vorn eben abgeschnitten oder leicht konvex sind, sind ziemlich weich und daher in den meisten Fällen geschrumpft. Nur ausnahmsweise stößt man auf fünfteilige Kristallkegel, in der Regel zeigen sie eine Trennung in vier Segmente.

Der Kristallkegel wird von den beiden Hauptpigmentzellen umhüllt, deren bohnenförmige, horizontal gelegene große Kerne am proximalen Kegelende auftreten, wo auch das schwarzbraune, sehr resistente Pigment besonders kräftig entwickelt ist. Seitlich von den Kristallkegeln treffen wir zwischen den einzelnen Ommen die länglichen Kerne

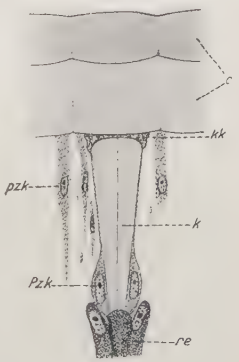



Textfig. 26.

Querschnitte durch ein Ommatidium von *Thamnotrizon chabrieri* Charp. ♀ in verschiedener Höhe. Oc. 4, Obj. 7.

der Nebenpigmentzellen an, deren Zahl mit den einzelnen Arten wechselt; bei *Pholidoptera cinerea* L. sind es z. B. auffallend weniger als bei *Thamnotrizon chabrieri* Charp. Ein eigener Kranz von Nebenpigmentzellen um jedes Ommatidium war nirgends ausgebildet, wenn auch manchmal wie bei *Decticus verrucivorus* L. nicht viel daran fehlt.

Kristallkegel und Retinula stehen in inniger Beziehung, da die äußerste Spitze des Kegels sich zwischen die Retinulazellen einsenkt, bei *Pholidoptera cinerea L.* (Textfig. 27) werden sogar die Hauptpigmentzellen von den peripheren Enden der Retinulazellen umfasst. Die schlanken Retinulae setzen sich auch hier aus acht Zellen zusammen, die jedoch nicht alle vom proximalen Kegelende bis zur Membrana basilaris reichen. Von Querschnitten durch den oberen Teil werden immer deutlich nur fünf Zellen getroffen (Textfig. 26 *b*), die drei übrigen schieben sich erst später ein (Textfig. 26 *c*). Also auch bei den Locustiden ist wie »in dem Omma




Textfig. 27.

*Pholidoptera cinerea* L. ♂. Längsschnitt durch den distalen Teil eines Ommatidiums.

von *Periplaneta* noch eine Andeutung von Zweischichtigkeit der Retinula vorhanden, wie wir sie bei den Poduren und *Lepisma* finden«. (Hesse 1901). Erwähnung verdient die Retinula von *Pholidoptera cinerea L.*, da hier die Sehzellen im oberen Ende (Textfig. 28) zahnförmig ineinandergreifen. Querschnitte des distalen Retinaendes vom Warzenbeißer, *Decticus verrucivorus L.*, zeigen eine hexagonale Anordnung, unten nehmen die Retinulaquerschnitte eine mehr runde Form an, da sie sich proximal etwas verschmälern und nicht mehr so dicht gedrängt stehen.

Die Retinulazellen sind reichlich mit Pigment versehen, das hauptsächlich an ihrem Vorder- und Hinterende sowie um die Schaltzone abgelagert ist. Konstant sind auch die Nervenfasern, die zu den Ganglien ziehen, mit Pigment belegt. Im Zentrum der Retinulazellen liegt das Rhabdom, das sich auf Quer- und Längsschnitten bis zur Basalmembran verfolgen läßt. Das Rhabdom ist vorn und hinten fast gleich dick, eine Plättchenstruktur war an ihm nicht zu erkennen, ebenso habe ich eine Segmentierung nicht wahrnehmen können. Auf Querschnitten war in der Mitte des Rhabdoms ein dunkler gefärbter, kreisförmiger Fleck zu sehen.

Textfig. 28. Querschnitt durch den distalen Teil der Retinula von *Pholidoptera cinerea* L. ♂. Oc. 1, Obj. 7.

Wie ich bereits andeutete, ist bei sämtlichen Locustiden wie den übrigen saltatoren Insekten an der Dorsalseite der Facettenaugen eine Wachstumszone nachweisbar, auf die ich noch mit ein paar kurzen Worten einzugehen habe.

Bei der genaueren mikroskopischen Untersuchung der am weitesten dorsal gelegenen Augenregion zeigte sich, daß sie aus nicht regelrecht ausgebildeten Ommatidien besteht. Zumal bei *Troglophilus* und *Gryllotalpa*, deren Augen sich überhaupt durch große Bauelemente auszeichnen, waren diese rudimentären Ommen außerordentlich deutlich zu sehen. Hier möchte ich nur auf einen Punkt aufmerksam machen, der mir namentlich bei *Decticus verrucivorus* besonders augenfällig entgegentrat, aber auch bei den andern Heuschrecken zu konstatieren war.

Betrachtet man undepigmentierte Medianschnitte durch die Komplexaugen der saltatoren Insekten, so fällt schon bei schwacher Vergrößerung die Wachstumszone dadurch in die Augen, daß sie überraschenderweise fast kein Pigment enthält. Distal sind die embryonalen Ommatidien, denn um solche handelt es sich, völlig pigmentfrei. Infolge dieses Pigmentmangels, wozu außerdem noch die Gedrängtheit

dieser nicht typisch ausgestalteten Facettenglieder beiträgt, ist es unmöglich zu entscheiden, was Hauptpigmentzellen und was Nebenpigmentzellen sind. Nur oberhalb der Basalmembran tritt in den Retinulae Pigment auf und zwar ist es hier anscheinend dichter angehäuft, als am Hinterende der normalen Retinazellen des ventralen und zentralen Auges. Das Merkwürdigste dabei ist aber, daß das Pigment in den Sehzellen umso höher rückt, je weiter die Ommen vom oberen Augenrande entfernt sind, d. h. je älter sie sind. Die Pigmentierung schreitet ventralwärts immer weiter fort, dabei sind die Pigmentkörnchen häufig in perlschnurartigen Längsreihen angeordnet, die Hauptpigmentzellen treten klarer hervor, und schließlich kann man auch in den Nebenpigmentzellen Pigmentkörner finden. Kurz man gewinnt fast den Eindruck, als wandere das Pigment während des Wachstums, während der Vergrößerung und Ausgestaltung der embryonalen Ommatidien von der Basalmembran aus distalwärts, als entstände es gar nicht in den Zellen selbst.

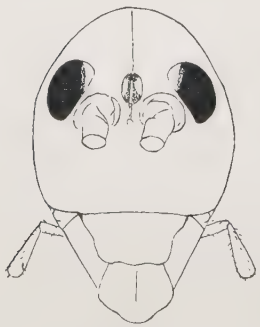
Lange Zeit wurde das Pigment der Facettenaugen »als Ausscheidungsprodukt der dasselbe führenden Zellen aufgefaßt«, eine Anschauung, die noch heutzutage von manchen Autoren vertreten wird. Damit war selbstverständlich die Frage nach seinem Ursprung erledigt. Diese an sich naheliegende Annahme erwies sich jedoch als falsch. Sie wurde zuerst von Johansen (1893) umgestoßen, der bei seinen Studien über die Entwicklung des Imagoauges von *Vanessa urticae L.* die interessante Entdeckung machte, daß — auf die Einzelheiten kann ich mich hier nicht einlassen — das Pigment der Raupenaugen, die bekanntlich kurz vor der Verpuppung reduziert werden, durch Wanderzellen (Phagocyten) den Hypodermiszellen der Imagoaugen übergeben wird. Ein ähnliches Resultat erhielt Kirchhoffer bei seinen Untersuchungen über »Die Entwicklung des Komplexauges nebst Ganglion opticum von *Dermestes vulpinus* Fabr.« (1910). »Das Pigment ist kein Produkt der Zellen, in denen es bei der Imago angetroffen wird. Es stammt von dem Pigment der Larvenaugen, die während der Metamorphose gegen das Ganglion opticum rücken. Die Pigmentkörnchen wandern, den Postretinalfasern entlang, zunächst in die Retinulazellen und von da in die Pigmentzellen ein«. Lassen wir vorläufig die Frage offen, ob hierbei Phagocyten im Spiele sind oder nicht, die Tatsache bleibt doch bestehen, daß das Pigment in den Facettenaugen der Coleopteren und Lepidopteren, denn man wird diese Befunde verallgemeinern dürfen, nicht von den das Auge zusammensetzenden Zellen selbst produziert wird, son-

dern von außen in das Auge hineingelangt Der Name »Pigmentzelle« bezeichnet daher durchaus nicht die Funktion der Haupt- und Nebenpigmentzellen, da diese nicht in der Pigmentabscheidung besteht.

Die nach dem dorsalen Augenrande zu immer weniger weit distalwärts reichende Pigmentierung der Ommen bei den Heuschrecken legt nahe, daß bei den hemimetabolen Insekten gleichfalls das Pigment erst »mehr oder weniger zum Schluß der Entwicklung in den Augen auftritt« und ferner nicht von den Hypodermiszellen selbst abgeschieden wird. Durch diese Tatsachen wird meiner Ansicht auch etwas Licht in die sonst völlig unverständliche Pigmentierung der Nervenstränge hinter der Basalmembran bei Krebsen und Insekten, die sich oft bis in die Ganglien hinein erstreckt, gebracht.

### *Troglophilus cavicola* Koll.

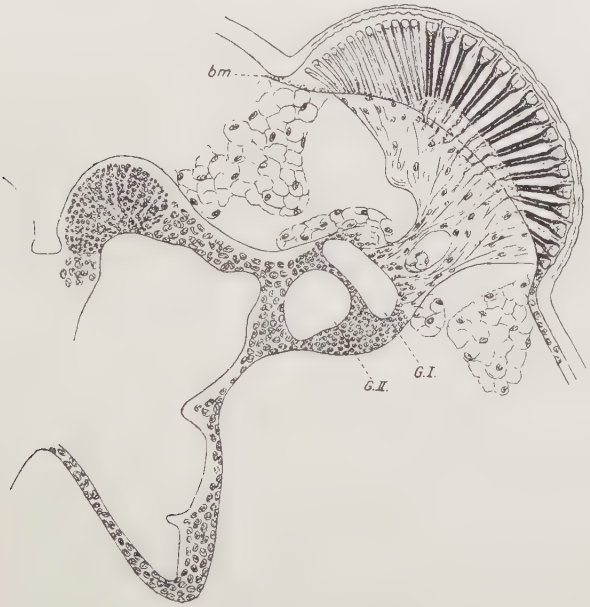
Die Krainer Höhlenheuschrecke, *Troglophilus cavicola*. Koll., die beiläufig bemerkt, flügellos ist, besitzt trotz ihrer unterirdischen Lebensweise ziemlich große vorspringende Facettenaugen (vgl. Textfig. 29). Die Augen haben eine länglichovale nach außen abgerundete Form mit einem gegen die Fühlerbasis geraden Vorderrand. Sie sind tiefschwarz bis auf eine am Scheitel gelegene abweichend gefärbte hellere Partie, in der wir analog den Verhältnissen bei den bisher besprochenen Locustiden die Zuwachszone zu sehen haben. Wie schon die äußere Betrachtung vermuten läßt, ist die Wachstumszone bei dieser Art außerordentlich groß.



Textfig. 29.
*Troglophilus cavicola* Koll.

Wenn auch die enorme Verlängerung der Lippentaster und Antennen der Höhlenheuschrecken, letztere sind beinahe dreimal so lang wie der Körper, dafür spricht, daß den Augen im Leben dieser Tiere keine allzu große Bedeutung zukommen kann, so sind die Troglophiliden doch durchaus nicht blind, wie man meinen könnte. Die Augen sind zwar im Vergleich zu den Locustiden der oberirdischen Fauna facettenarm, sind aber, wie sich bei genauerem Studium herausstellte, keineswegs degeneriert und verkümmert, sondern setzen sich aus völlig intakten und funktionsfähigen Ommatidien zusammen, die noch dazu ganz deutlich zeigen, daß sie dem Leben im Dämmerlicht angepaßt sind. Dies wie auch das hier und da auftretende Körperpigment, welches ihnen die

marmorierte Zeichnung verleiht, legen nahe, daß die sogenannten »Höhlenheuschrecken« des Karsts keine echten Höhlenbewohner, keine Troglobien sind, die Zeit ihres Lebens des Tageslichtes entbehren und die »freiwillig das Dunkel der Höhlen nicht verlassen«, sondern Troglophilen, »Grottentiere, welche die Stellen bewohnen, zu denen noch einiges Tageslicht dringt, und die gelegentlich auch außerhalb der Höhlen angetroffen werden« (Kolbe 1902). In der Tat soll *Troglophilus cavicola* Koll., wie Wünn (1909) angibt, »auch außer-




Textfig. 30.

Totalbild des Auges und des Ganglienapparates von *Troglophilus cavicola* Koll. ♂.

halb der Höhlen in schattigen Wäldern unter Steinen, in Felsritzen, unter Baumrinde usw. zu finden sein«. Daß von den Saltatoren gerade nur die Locustiden in der Fauna subterranea vertreten sind, kann nicht besonders wundernehmen, da die Laubheuschrecken überhaupt im Gegensatz zu den Acridiern sehr lichtscheue Insekten sind, die erst nach Sonnenuntergang, bisweilen sogar erst mitternachts ihr Konzert beginnen, tagsüber aber sich meist verborgen halten.

Schon aus dem Totalbild des Auges von *Troglophilus cavicola* Koll. ♂, wie ich es in Textfig. 30 zur Darstellung gebracht habe, ist zu ersehen, daß das Facettenauge dieser Heuschreckenart, verglichen mit denen der

bisher genauer geschilderten hypogäen Locustiden, aus weniger und viel kürzeren und breiteren Facettengliedern besteht. Man braucht nur die Ommatidien aus dem Auge von *Thamnotrizon chabrieri* Charp. (Textfig. 25) und *Troglophilus cavicola* Koll. (Textfig. 31), beide mit gleicher Vergrößerung entworfen, einander gegenüberzustellen, um sich hiervon zu überzeugen. Die Verbreiterung der Facettenkeile ist natürlich dem Einfluß des Halbdunkels zuzuschreiben. Sollte das Auge auch nach der Einwanderung in die lichtarmen unterirdischen Räume weiter fungieren, so mußte es, um auch im Dämmerlicht der Grotten Lichteindrücke wahrnehmen zu können, lichtstärker werden, was bei den appositionellen Facettenaugen nur durch eine Verbreiterung des dioptrischen Apparates, d. h. von Linse, Kristallkegel und Rhabdom erreicht werden kann.

Daß *Troglophilus* bei der geringen Zahl, sowie der Größe der Facetten relativ undeutlich sieht, liegt auf der Hand. Ich selbst habe mit der gleichfalls zu den Troglophiliden gehörigen *Diestrammena marmorata* de Haan, die im Bau der Facettenaugen ganz dieselben Verhältnisse wie *Troglophilus cavicola* Koll. zeigt, Versuche angestellt und habe gefunden, daß sie nur schlecht sieht. Doch waren die Versuche, wie für mich jetzt feststeht, nicht einwandfrei, da sie im hellen Tageslicht vorgenommen wurden, die Tiere infolgedessen geblendet sein konnten, ganz entsprechend dem, wenn Insekten mit typischen Tagaugen trotz ihrer scharfen Sehorgane schon bei einbrechender Dämmerung blind werden. Daß dies tatsächlich der Fall war, darauf scheint mir eine Beobachtung hinzudeuten, die Wünn (1909) mitteilt. Er fütterte *Diestrammena m.* unter anderm mit Insekten und fand, dass sie Kleinschmetterlinge, die sie mit Licht nicht wahrgenommen hatten, sehr bald entdeckten, wenn er das Zimmer durch Herabschrauben der Petroleumlampe verdunkelte.

Wie ich bereits eingangs andeutete, sind die Facettenaugen der Höhlenheuschrecken durch eine ungewöhnlich große Zuwachszone ausgezeichnet, die wie Fig. 30 lehrt, fast völlig des Pigmentes entbehrt und sich dadurch scharf von der übrigen reichpigmentierten ventralen Augenpartie abhebt. Ich glaubte daher anfänglich, als ich die Knospungszone an der Dorsalseite der Komplexaugen der hemimetabolen Insekten noch nicht kannte, daß ich es hier mit einem Doppelauge zu tun hätte, ein Gedanke, der im Hinblick auf die Figur wohl auch nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen ist. Die pigmentfreie, nach oben gerichtete Partie würde dann nach den bisherigen Ansichten Superpositionsbilder entwerfen und demnach besonders gut für das Bewe-

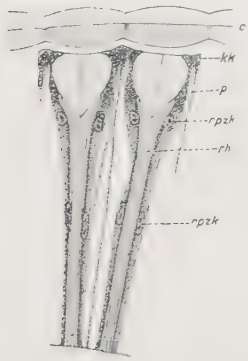
gungssehen geeignet sein, die untere dagegen käme ihrer Appositionsbilder wegen für die Formrezeption in Frage. Standen dem aber schon von vornherein verschiedene Bedenken entgegen, wie die Facettenlosigkeit der Cuticula über den dorsalen pigmentarmen Ommen und vor allem die Erwägung, daß dann nicht gerade im Dorsalauge die Ommatidien dichter aneinander gedrängt stehen dürften, als im Ventralauge, so stellte sich diese Vermutung durch die Entdeckung der Wachstumszone als Irrtum heraus.

Wie kommt es nun aber, daß die Wachstumszone gerade bei den unterirdischen Formen, bei *Troglophilus cavicola* Koll., *Diestrammena marmorata* de Haan und, wie ich gleich hinzufügen will, bei *Gryllotalpa gryllotalpa* L. so mächtig ist? Man kann sich denken, und das wird wohl auch das Natürliche sein, daß der Grund hierfür in der Verbreiterung der Ommatidien zu suchen ist. Sollen, wie ich oben ausführte, die Facettenaugen der Troglophilen nicht wertlos werden, so müssen sie sich der in den Grotten herrschenden geringen Helligkeit anpassen, was durch Verbreiterung der dioptrischen Elemente und damit der Ommen überhaupt erreicht wird. Wie sich leicht einsehen läßt, können natürlich nicht alle Ommatidien des gewöhnlichen Locustidenauges verbreitert werden, denn das Facettenauge kann nicht ins Unendliche wachsen, sondern nur ein kleiner Teil. Dies werden selbstverständlich die ältesten, auf das Facettenauge der Orthopteren angewandt, die ventralen sein, die übrigen, bereits angelegten finden, wenn ich mich so ausdrücken darf, ihren Platz bereits besetzt und bleiben unentwickelt, und so erklärt sich die auffällig große Zuwachszone im Auge dieser Insekten. Überdies beweist sie meiner Ansicht nach, daß sie von Formen abstammen, deren Augen aus einer größeren Zahl von Facettengliedern zusammengesetzt sind.

Aus Fig. 30 geht ferner hervor, daß die normalen pigmentierten Ommatidien dorsalwärts immer mehr ,und zwar ganz erheblich, von der Basalmembran abrücken, ein Verhalten, das auch bei *Gryllotalpa gryllotalpa* L. und *Diestrammena marmorata* de Haan beobachtet wird. Ich habe lange Zeit hin und her gesonnen, was wohl der Grund hierfür sein könnte und bin schließlich zu dem Resultat gekommen, daß dies eine rein mechanische Ursache hat. Wie gesagt, haben die ventralen Ommen die Tendenz, sich zu verbreitern, die Ommen der Wachstumszone dagegen die Tendenz, ventralwärts nachzurücken, dieser doppelte Druck äußert sich, da ein seitliches Ausweichen nicht möglich ist, in einer aufstauchenden Kraft, die die allmähliche Trennung der Ommatidien von der Membrana basilaris bewirkt. Auch im Auge von *Stylopyga* (*Peri-*

*planeta*) *orientalis L.* entfernen sich, wie ich zeigte, die Ommen gegen das Augencentrum immer weiter von der Basalmembran (Taf. IV, Fig. 1), was gleichfalls auf dem gegenseitigen Druck, den die sich nach oben verbreiternden Ommatidien aufeinander ausüben, beruht, und dem man auch die hexagonale Anordnung der Ommatidien im distalen Abschnitt sowie die sechseckige Felderung der ursprünglich runden Facetten zuzuschreiben hat.

Bei der Beschreibung der einzelnen Ommatidien kann ich mich kurz fassen, da trotz der Anpassung der Augen an das Höhlenleben, die sich in der Verbreiterung und Verkürzung der Ommen kundgab, der histologische Bau der Facettenglieder im großen ganzen erhalten geblieben ist.



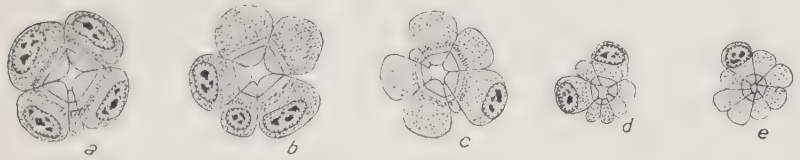

Textfig. 31.
Zwei Ommatidien aus dem Auge von *Troglophilus cavicola* Koll. ♂ im Längsschnitt.

Die Cornea (Fig. 31 *c*) ist dünn, der Kopf überhaupt nicht so stark chitinisiert wie bei den Locustiden der Oberwelt, die gegen Verdunstung usw. eines besseren Schutzes bedürfen. Auch über dem Facettenauge ist die Cuticula zweischichtig. Die Innenschicht, nur wenig dicker als die äußere, wird ebenso wie bei den übrigen Heuschrecken durch senkrechte dunklere Streifen in der Zahl der Facetten entsprechende Abschnitte geteilt. Die großen breiten Cornealinsen sind außen nur mäßig gewölbt, auf der Innenseite ist die Krümmung gleichfalls nicht bedeutend. Nicht facettiert ist die Cuticula über der Zuwachszone am Augenhinterrand, nur beim Übergang zu den eigentlichen Facettenkeilen zeigt sie im Innern immer deutlicher convexe facettenartige Vorsprünge.

Der Corneawölbung schmiegen sich distal die Semperschen Zellen an, deren Kerne wir der Kegelbasis seitlich aufgelagert finden. Der Kegel (Fig. 31 *k*) selbst ist kurz und gedrungen und zerfällt, wie auf Querschnitten gut zu erkennen ist, in vier Segmente. Zwei mit schwärzlichem Pigment erfüllte Hauptpigmentzellen schließen den oberen Teil des Kristallkegels ein. Außer den beiden Hauptpigmentzellen sind noch in geringer Zahl Nebenpigmentzellen vorhanden, die die Zwischenräume zwischen den einzelnen Ommatidien ausfüllen und ebenfalls stark pigmentiert sind.

Infolge der recht ansehnlichen Bauelemente erweist sich das Facettenauge von *Troglophilus* wie auch von *Diestrammena* betreffs Zahl

und Anordnung der Retinulazellen sehr instruktiv. Retinula und Rhabdom weichen distal auseinander und umgreifen trichterförmig das hintere Drittel des Kristallkegels, so daß sich auf Querschnitten durch den peripheren Retinulaabschnitt inmitten der Retinulazellen der vierteilige Kegel noch deutlich nachweisen läßt. Am Aufbau jeder Retinula beteiligen sich acht Zellen, doch sind es distal nur vier und dementsprechend zeigt das Rhabdom in dieser Region nur eine Trennung in vier Rhabdomere. Daß diese in der Regel zwischen je zwei Kegelsegmenten auftreten, ist wohl auf rein mechanische Ursachen zurückzuführen. Zwischen die vier oberen Sehzellen schiebt sich indessen bald eine fünfte Zelle ein (Textfig. 32 *a*) und damit wird die für den distalen Retinulaabschnitt der Locustiden typische Fünfzahl erreicht. Proximalwärts kommt eine sechste und siebente (Fig. 32 *c*) hinzu und endlich schaltet sich weiterhin noch eine achte Sehzelle ein (Fig. 32 *e*). Alle acht Retinulazellen nehmen an der




Textfig. 32.

Querschnitte durch die Retinula von *Troglophilus cavicola* Koll. (Larve) in verschiedener Höhe. Oc. 1, Ap.

Bildung des Rhabdoms teil, das, distal von rechteckigem Querschnitt, daher proximal eine polygonale Form annimmt. Um das Rhabdom ist eine Schaltzone ausgebildet, und es wird, wie ich es nur noch bei *Gryllus domesticus* L. beobachtet habe, auf Quer- wie auf Längsschnitten von dem Zellplasma deutlich durch einen schmalen dunkel gefärbten Streifen abgegrenzt, von welchem feine Fäden zum Rhabdom gehen, und der den »Blepharoblasten« Holmgrens, bzw. den »Knöpfchen« Hesses entspricht. Das Pigment in den Retinulazellen ist in der Hauptsache um das Rhabdom abgelagert.

Infolge der Schichtung der Retinula sind natürlich die zu den Sehzellen gehörigen Kerne in verschiedener Höhe gruppiert. Wo Kerne auftreten, ist die Retinula zumal im basalen Teil, wie ein Blick auf die Querschnitte lehrt, asymmetrisch. Die oberen Kerne heben sich durch ihre rundliche Gestalt von den langgestreckten proximalen Retinulazellkernen ab. Zwischen der distalen und der unteren Kernzone zeigt das Ommatidium häufig eine Einschnürung (vgl. Textfig. 31 rechts),

die ebenfalls auf die Schichtung und Asymmetrie der Retinula zurückzuführen ist.

Wie das Facettenauge selbst, so ist auch der Tractus opticus (Textfig. 30) von *Troglophilus cavicola* Koll. durchaus nicht degeneriert. Mag er auch vielleicht im Vergleich zum ganglionären Apparat andrer Locustiden etwas kleiner sein, so ist dies doch nicht als eigentliche Reduktionserscheinung zu deuten, da im allgemeinen die Sehganglien »in ihrer Entwicklung im direkten Verhältnis zu dem Umfang der Facettenaugen« stehen (Hesse 1910).

Im Anschluß hieran möchte ich einen Irrtum beseitigen, der durch Schimmer (1909) Eingang in die Literatur gefunden hat. Schimmer »Beitrag zu einer Monographie der Gryllodeengattung *Myrmecophila* Latr.« untersuchte auch das Auge von *Myrmecophila acervorum* Panz. und fand, daß hier ein in Rudimentation begriffenes Organ vorliegt. Die Rückbildung hat, was von besonderem Interesse ist, »als hier der Weg, den die Rückbildung genommen hat, zu erschließen ist«, beim dioptrischen Apparat begonnen. »Die Cornealinsen sind von auffallend geringer Mächtigkeit« (meiner Ansicht nach durchaus nicht als Degeneration des dioptrischen Apparates aufzufassen), und die Kristallkegel sind völlig geschwunden. Dagegen erweist sich Augenganglion und Augennerv sowie das gesamte Procerebrum »als resistentester Teil, da sich bei ihm weder quantitativ noch qualitativ Spuren einer Rückbildung nachweisen lassen«. Eine Entdeckung, die durch die Untersuchungen von Strauss über den Bau rudimentärer Amphipodenaugen bestätigt wurde, da »sich hierbei ebenfalls die beginnende Reduktion in Gestalt des Schwindens des dioptrischen Apparates und in der Erhaltung der lichtempfindenden Elemente zeigte«. Schimmer fährt dann fort: »In Widerspruch stehen jedoch diese Ergebnisse mit der Beobachtung A. S. Packards an gewissen Insekten der nordamerikanischen Höhlenfauna (Packard 1886). Packard untersuchte zwei »cave crickets« *Ceutophilus maculatus* Pack. und *Hadenoecus subterraneus* Scudd. und fand, daß die Augen noch wohl entwickelt, die Augenganglien jedoch im Verhältnis zu ersteren kleiner und die Augennerven weniger dick waren«.

Wie Schimmer zu der Behauptung kommt, daß im Gegensatz zur Ameisengrille bei den »cave crickets« die Reduktion der Facettenaugen beim nervösen Apparat beginnt, ist mir unverständlich. Packard vergleicht Auge und Gehirn der Höhlenheuschrecke *Hadenoecus subterraneus* Scudd. — übrigens eine Dämmerungsform, die nahe am Eingang der Höhlen lebt — mit denen von *Ceutophilus maculatus* Harr., einer Heu-

schrecke, »which lives above ground under sticks and stones« und kommt zu dem Resultat, daß bei *Hadenoecus* die Augen ein wenig schmäler sind wie bei *Ceutophilus*. »The procerebrum is large and well developed, but the optic ganglia are small and of the same relative size as in *Ceutophilus*, while the optic nerves are a little longer and slenderer, but no more than on would expect from the smaller eyes and their greater distance apart«. Packard fügt also ausdrücklich hinzu, daß die Verkleinerung des Tractus opticus kein Reduktionsmerkmal ist, und seine Angaben stehen demzufolge keineswegs in Widerspruch mit den Befunden von Strauss und Schimmer.

### 3. Gryllidae.

#### Geschichtliches.

Eine eingehendere Darstellung vom Facettenauge der Grabheuschrecken, und zwar speziell von *Gryllotalpa gryllotalpa* L. findet sich erst bei Grenacher. J. Müller (1829) gibt nur an, daß er bei *Gryllus hieroglyphicus* »die durchsichtigen Kegel« beobachtet hat, und Leydig (1855 und 1864) begnügt sich mit der Bemerkung, daß bei der Maulwurfsgrille »am oberen Ende der Umhüllungsschläuche unmittelbar unter der dünnen Hornhaut zu jedem Schlauch gehörig vier kernartige Bildungen «auftreten, »welche in gleicher Höhe mit den vier Höckern der kleinen Kristallkegel liegen«. Auch bei der Feldgrille wurden von Claparède (1860) unter jeder Facette vier Kerne beobachtet, die er die »Semperschen Kerne« nennt.

*Gryllotalpa* weist nach den Untersuchungen Grenachers (1874 und 1879) hinsichtlich der Facettenaugen mit *Stylopyga* große Ähnlichkeit auf, gehört wie diese »bezüglich des Kristallkegels ebenfalls zu den euconen Formen«. »Die Teilung des Rhabdoms ist hier nur rudimentär, so daß nur die äußerste Spitze des Kristallkegels sich in die Vertiefung am Vorderende derselben einsenkt. Die Kerne der Retinula sind sehr deutlich; man kann mit Leichtigkeit deren vier zählen, welche Zahl auch den Teilstücken des Rhabdoms auf Querschnitten entspricht«, eine Behauptung, die auch von Carrière (1885) vertreten wird.

Bei Schimmer (1909) findet sich endlich noch eine sehr ausführliche Beschreibung vom Facettenauge der Ameisengrille, *Myrmecophila acervorum* Panz. Infolge der hypogäen Lebensweise ist das Auge stark reduziert, die Kristallkegel völlig geschwunden. »Die trichterförmige Einsenkung, in welche allgemein bei Orthopteren der Conus eintaucht« ist erhalten geblieben, »wenn auch eine gewisse Verflachung der Grube

nicht geleugnet werden kann. Die Zahl der Rhabdomere beträgt sieben, wie Hesse (1901) auch an *Periplaneta* feststellte. Auf Querschnitten durch den oberen Teil der Retinula erhält man jenes Bild, das Grenacher zu der Annahme von vier Rhadomeren veranlaßte. Auf einzelnen tieferen Schnitten sieht man jedoch ein viertes oder ein fünftes Rhabdomer sich zwischen die oberen vier einschieben, so daß vier größere und ein, bzw. zwei kleinere, schmälere Rhabdomere auftreten. Auf den meisten tieferen Schnitten jedoch lassen sich nur drei Rhabdomere unterscheiden. Die Annahme Hesses, daß die vier oberen und drei unteren Sehzellen in einer Art Verzahnung ineinandergreifen, bestätigt sich demnach bei *Myrmecophila* in vollem Umfange. Dementsprechend trifft man die Kerne der Sehzellen in einer oberen und einer unteren Lage an«.

»Das Auge hat die Gestalt eines an den Ecken abgerundeten Rhombus« und »ist schwarz pigmentiert; jedoch tritt das Pigment an der zuhinterst gelegenen Rhombusecke etwas zurück, so daß diese heller erscheint und ein ovaler Ausschnitt im Auge vorgetäuscht wird«. Ich brauche wohl kaum hinzuzufügen, daß dieser »ovale Ausschnitt«, den Schimmer hier gesehen hat, die Zuwachszone repräsentiert. Als solche hat er ihn aber nicht erkannt, wie aus folgendem hervorgeht. Bei *Myrmecophila ochracea* Fisch. »war eine verschiedene Größe des Durchmessers bei einzelnen Linsen zu konstatieren; neben 25 nahezu gleichflächige große Facetten reihen sich am Hinterrande fünf kleine von kaum halben Durchmesser an« und hierzu bemerkt er: »Vielleicht gehören die fünf kleinen an der Peripherie gelegenen Facetten des Auges von *M. ochracea* einem Stadium an, bei welchem auch bereits die Retinula im Schwinden begriffen ist«.

## Eigene Untersuchungen.

Untersucht habe ich:

*Liogryllus campestris* L. ♂ und Larve,
*Gryllus domesticus* L.
*Gryllotalpa gryllotalpa* L. (*vulgaris* Latr.), Larven.

»Trotz ihrer Nahrung, die hauptsächlich aus Pflanzenteilen besteht, haben die Grillen ziemlich große Netzaugen, obgleich man erwarten sollte, daß sie bei dieser Art von Nahrung nur kleine Netzaugen haben, da sie ja ihre Beutetiere nicht von weither erkennen müssen« (Tümpel 1901). Diese Behauptung Tümpels läßt sich nicht in vollem Umfang aufrecht erhalten, denn *Gryllotalpa gryllotalpa* L. zum mindesten »nährt sich hauptsächlich, wenn nicht ausschließlich von In-

sekten« (Petroff 1867), vgl. auch Kolazy (1871). Ich selbst habe *Liogryllus campestris* L. mit Fliegen und andern Insekten gefüttert, über die sie sich sofort hermachten und jeder andern Nahrung vorzogen. Auch die Tatsache, daß bei den Feldgrillen die Männchen häufig von den Weibchen gefressen werden und die Männchen einander töten und fressen, spricht meines Erachtens dagegen, daß die Grillen reine Pflanzenfresser sind, wie Tümpel annimmt.

Es wäre auch sonst nicht zu verstehen, warum sie Facetten von verschiedener Größe besitzen, warum die Ommatidien der unteren Augenpartie merklich kürzer und schmäler sind als die weiter oben gelegenen. Derartige Differenzierungen kommen nur bei Raubinsekten vor. Der feiner facettierte, nach unten gerichtete Augenteil gibt die schärfsten Bilder und kommt daher nach Exner (1891) für die Wahrnehmung ruhender Objekte in Betracht, während» der obere das Nahen der Gefahren oder das neuer Beute anzeigt«.

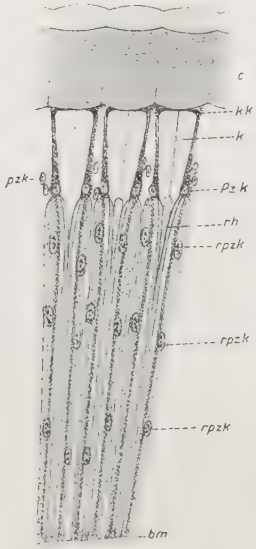
Bei den drei von mir untersuchten Grabheuschrecken kehren im Bau der Facettenaugen dieselben Verhältnisse wieder, nur daß beim Heimchen und der Maulwurfsgrille in Anpassung an das nächtliche Leben die Ommatidien breiter, demnach lichtstärker sind als bei *Liogryllus campestris* L., und daß aus diesem Grunde die dorsal gelegene, schon äußerlich sichtbare Wachstumszone bei diesen beiden Formen, vor allem bei *Gryllotalpa* eine mächtige Entwicklung zeigt. Ich begnüge mich daher mit der Beschreibung der Facettenaugen von *Gryllus domesticus* L., die bisher noch keine Bearbeitung gefunden haben.

### *Gryllus domesticus L.*

An der Hand der beigegebenen Abbildungen (Textfig. 33, 34, 35 *a—d*) ist es ein Leichtes, sich zu überzeugen, daß die Facettenaugen der Grillen mit denen der bisher besprochenen saltatoren Insekten in allen wesentlichen Punkten übereinstimmen.

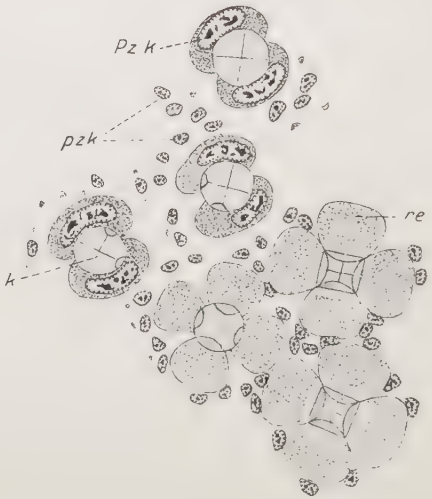
Die Cuticula über dem Facettenauge (vgl. Textfig. 33 *c*) setzt sich wie gewöhnlich aus zwei deutlich voneinander getrennten Schichten zusammen. Ihrer verschiedenen Entstehung nach ist die äußere Lage homogen und sehr viel dünner als die innere, die sich schon bei schwacher Vergrößerung in zahlreiche Lamellen auflöst. Zwischen den biconvexen Linsen finden sich in reicher Zahl Haarborsten. Ihre Kerne — es gehören stets mehrere zu einem Haar — liegen dicht unter der Cornea und sind daher nicht leicht mit den Nebenpigmentzellkernen zu verwechseln, die in der Hauptsache in der Höhe der distalen Retinulaenden gelegen sind.

Der echte Kristallkegel schmiegt sich der inneren Corneawölbung an. Die Sempersehen Kerne (Fig. 33 *kk*) sowie die Reste der kristallogenen Zellen sind seiner distalen Basis seitlich aufgelagert. Der Kegel zerfällt in vier Teilstücke, die von zwei großen Hauptpigmentzellen zusammengehalten werden. Die Kerne der letzteren (Fig. 33 *Pzk* und 39 *PzK*) sind bohnenförmig gekrümmt und umfassen die hintere Spitze des Kegels. Bei den von mir untersuchten Larven der Maulwurfsgrille — es waren schon ältere Stadien — waren sie erst bis zur Mitte des Kristallkegels herabgewandert, während sie sich in den von Grenacher




Textfig. 33.

Drei Ommatidien aus dem Auge von *Gryllus domesticus* L. ♂ im Längsschnitt.




Textfig. 34.

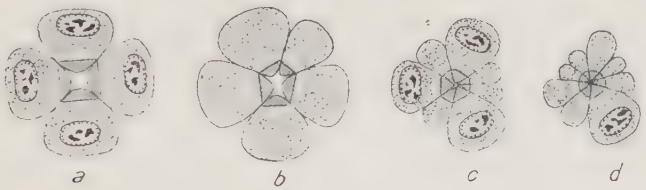
*Gryllus domesticus* L. ♂. Querschnitt durch den distalen Teil mehrerer Facettenglieder. Oc. 3, Obj. 7.

(1879) abgebildeten Ommatidien der Imago wie beim Heimchen dicht über der Retinula finden.

Das untere Kegelende senkt sich zwischen die Retinulazellen ein, die samt ihren Rhabdomeren distal trichterförmig auseinanderweichen. Auf Querschnitten durch diese Region (Textfig. 34) wird daher der Kegel vom Rhabdom völlig umgeben. Das von den Retinulazellen eingeschlossene Rhabdom ist in seinem oberen Teil von fast quadratischem Querschnitt und zeigt entsprechend der Vierzahl der Sehzellen in diesem Abschnitt nur eine Trennung in vier Rhabdomere. Die Kerne der vier distalen Retinulazellen werden häufig von einem Querschnitt getroffen

(s. Textfig. 35 *a*). Proximal treten zwischen diese Zellen, was Grenacher und Carrière entgangen ist, weitere Zellen ein (Fig. 35. *b*—*d*), die hier den Hauptteil an der Rhabdombildung tragen, bis schließlich dicht über der Basalmembran die typische Achtzahl erreicht wird. Infolge dieser Schichtung liegen die Sehzellkerne nie in einer Ebene, sondern sind in drei Gruppen angeordnet, und die Retinula zeigt auf Querschnitten asymmetrische Bilder. Die Schichtung des retinalen Ommenteils, nach Hesse eine Hindeutung auf die zweischichtigen Apterygotenaugen, war auch auf Längsschnitten recht gut zu erkennen, da die Zellgrenzen sehr deutlich wahrzunehmen sind. Besonders schön war dies bei *Gryllotalpa* zu sehen.

Das Rhabdom, das die ganze Länge der Retinula durchzieht, weist eine feine Querstreifung auf. Auch die Schaltzone, die um das Rhabdom zu sehen ist, wird von feinsten Fibrillen durchsetzt. Das Retina-




Textfig. 35.

Querschnitte durch die Retinula von *Gryllus domesticus* L. ♂ in verschiedener Höhe. Oc. 3, Obj. 7.

pigment, das sich in die Nervenstränge unter der Basalmembran fortsetzt, umhüllt das Rhabdom mit einem dichten Pigmentmantel.

Zum Schluß sei erwähnt, daß sich häufig der Eintritt von Tracheen ins Auge beobachten läßt, die sich hier gabelig verästeln, aber keine bestimmte Anordnung zeigen, mithin ihnen eine Bedeutung für den Sehvorgang nicht zukommt.

## II. Die Facettenaugen der Termiten oder weißen Ameisen.

### Geschichtliches.

Über die Facettenaugen der Termiten — ihre Sinnesorgane überhaupt — sind bis auf den heutigen Tag nur wenige Mitteilungen erschienen. In der termitologischen Literatur finden sich meist nur kurze Bemerkungen über Größe, Form und Lage der Augen, soweit sie eben für die Systematik von Wichtigkeit schienen; anatomische Untersuchungen über ihren Bau wurden nur ganz vereinzelt angestellt.

In ihrer in den Mémoires de la société zoologique de France, 23. Année

erschienenen Arbeit »Les Calotermes de Ceylan« machen Bugnion und Popoff Angaben über die Augen von *Calotermes Greeni*. Welcher Art diese sind, blieb mir aber unbekannt, da die Abhandlung mir leider nur im Referat zugänglich war.

Außer ihnen hat sich allein noch Nils Holmgren (1909) mit dem Studium der Facettenaugen und des Nervensystems der Termiten befaßt. Allerdings sind auch seine Angaben sehr allgemein gehalten, auf feinere histologische Details geht er nicht ein.

Nach Holmgren sind die mehr oder weniger gewölbten Facettenaugen der geflügelten Geschlechtstiere zirkelrund, nur *Archotermopsis* besitzt nierenförmige Augen, seines Erachtens — im Gegensatz zu Desneux — keine primitive, etwa auf die Augenform der Blattiden zurückzuführende Erscheinung. »Das junge Geschlechtstier besitzt eine wohlentwickelte Retinulaschicht mit hohen Ommatiden, welche wenigstens viermal höher als breit sind. Bei sehr jungen Tieren ist die Linsenschicht noch nicht ausgebildet, bei einer wenig älteren aber sind die Linsen wie bei den Königinnen vorhanden. Bei den jungen Tieren ist der Sehnerv wohl entwickelt und sendet zahlreiche Zweige zu den Ommatiden.« Die Sehganglien liegen den Seiten des Protocerebrums dicht an. Nur bei *Syntermes dirus* (Klug.) Holmgr. sind sie gestielt und daher wie bei den Schaben vom Protocerebrum abgesetzt.

Das interessanteste Ergebnis seiner Untersuchungen ist die auffällige Reduktion der Facettenaugen bei König und Königin. Bei einem Vergleich der Augen der geflügelten mit denen der ungeflügelten Geschlechtstiere fand er, daß »die Facettenaugen des alten Tieres (der Königinnen und Könige) eine durchaus degenerierte Ommatidenschicht besitzen, wo die Zellen ganz mit Pigment angefüllt sind. Die Ommatiden sind hier kaum so hoch wie breit, und man kann nicht mehr die Ommatidennatur derselben feststellen. Es ist ganz einfach eine Lage von schwarzpigmentierten Hypodermiszellen. Daß diese degenerierten Augen nicht in derselben Weise wie die hochentwickelten Augen der jungen Tiere funktionieren können, ist ohne weiteres klar, besonders wenn man die Sehganglien der jungen mit denjenigen der alten Tiere vergleicht«. Die beiden Markmassen der Sehganglien der älteren Individuen besitzen einen Durchmesser, der nicht einmal ein Viertel von dem der jungen, das Nest verlassenden geflügelten Imagines ist, zweifellos eine Folge der Reduktion der Facettenaugen. »Die Reduktion der Facettenaugen hat einen sehr schnellen Verlauf. Tiere, welche bei der Schwärmung genommen wurden, hatten bei nachträglicher Untersuchung wohlausgebildete Augen. Solche aber, welche derselben Schwär-

mung angehörten, aber welche ein paar Tage unter Baumrinde eingekrochen gewesen, hatten schon ihre Augen reduziert.«

Was die Arbeitstiere anlangt, so haben nach Holmgren nur die Arbeiter der primitiven Formen deutliche Facettenaugen. Z. B. besitzt der Arbeiter von *Hodotermes mosambicus* Hag. facettierte Komplexaugen mit ziemlich starken Sehnerven, aber verhältnismäßig wenig prononzierten Ganglien. Auch beim Arbeiter von *Serritermes serrifer* (Bates) Wasm. sind deutlich sichtbare Facettenaugen vorhanden. »Sie besitzen eine wohlentwickelte Retinalage von gut entwickelten Ommatiden. Diese Lage scheint den Sehganglien direkt anzuliegen.«

Bei den Arbeitern der höheren Termiten lassen sich zwar äußerlich keine Spuren von Facettenaugen erkennen, vorhanden sind sie aber doch in manchen Fällen, wie die mikroskopische Untersuchung zeigt. So fand Holmgren beim Arbeiter von *Rhinotermes taurus* Desn. Facettenaugenrudimente. »Sie bestehen ganz einfach aus einer Gruppe von vergrößerten, helleren Hypodermiszellen, von denen einige (2—3) eine deutliche kreisförmige oder U-förmige Pigmentanhäufung besitzen. Dies Pigment ist aber nicht von demselben Aussehen wie bei den Geschlechtstieren, sondern ist viel kleinkörniger.« Mit dieser Rückbildung der Augen ist natürlich eine entsprechende Reduktion der optischen Ganglien verbunden. »Die Sehnerven sind vielleicht vorhanden, aber enthalten nur wenige Nervenfädchen, und von den bei den Geschlechtstieren, besonders den jungen, so wohlentwickelten Sehganglien kann man gar nichts entdecken. Die Seiten des Protocerebralganglions sind somit kreisförmig abgerundet.« Ähnlich verhalten sich die Arbeiter von *Cornitermes labralis* Holmgr. und *Armitermes neotenicus*. Auch bei letzterem »ist das Nervensystem durch die Reduktion der Facettenaugen ein wenig verändert worden. Die Sehnerven sind freilich vorhanden und versorgen die noch als flache Zellplatten vorhandenen Augenrudimente. Die Sehganglien sind aber nicht mehr zu erkennen, obschon sie wohl jedoch als Rudimente vorhanden sein dürften.«

Bei den Soldaten sind die Verhältnisse im allgemeinen dieselben wie bei den Arbeitern. So sind bei *Armitermes neotenicus* gleichfalls »die Facettenaugen der Soldaten auswendig freilich nicht zu sehen, aber sie sind jedoch vorhanden, wenn schon sie sehr rudimentär sind. Sie liegen hinter den Antennengruben. Ihre Nerven sind sehr schwach entwickelt, und es ist wohl fraglich, ob sie überhaupt funktionieren können«. Meist aber fehlen die Augen ganz »und deshalb sind die Sehganglien vollständig verschwunden. Man kann von denselben keine Spur entdecken, obwohl ein sehr dünner n. opticus meist noch vor-

handen ist. Dieser fungiert aber als Hautnerv. Infolge des Fehlens der Sehganglien sind die Seiten des Protocerebrums beinahe kreisrund«.

## Eigene Untersuchungen.

Untersucht wurden:

| | |
|---|---|
| *Hodotermes vagans* Hag. (Persia meridion.): | Arbeiter,<br>Soldat. |
| *Termes cingulatus* Burm. (Paraguay): | Männchen geflügelt,<br>Weibchen geflügelt. |
| *Termes cumulans* Koll. (Paraguay): | Männchen geflügelt,<br>Weibchen geflügelt,<br>Soldat,<br>Nasutus,<br>Nymphen in verschiedenen Entwicklungsstadien. |
| *Termes dives* Hag. (Borneo): | Imago geflügelt,<br>Arbeiter,<br>großer Soldat,<br>kleiner Soldat,<br>Larve ohne Flügelscheiden,<br>Nymphen in verschiedenen Stadien der Entwicklung. |
| *Termes lucifugus* Rossi (Dalmatien): | Arbeiter. |
| *Termes bellicosus* Smeathm. (Ostafrika): | Königin. |

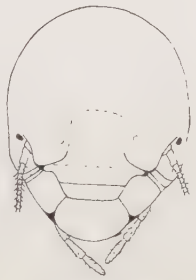
### *Hodotermes vagans* Hag.

Arbeiter und Soldat. Der Aufbau der Augen bei den Arbeitern und Soldaten von *Hodotermes vagans* Hag. ist im wesentlichen der gleiche und es erübrigt sich daher eine getrennte Beschreibung.

Während bei den höheren Termiten nur den Fortpflanzungstieren Augen zukommen, Arbeiter und Soldaten dagegen sich in der Regel durch absolute Augenlosigkeit auszeichnen, sind bei den Prototermitiden, zu denen *Hodotermes vagans* Hag. gehört, durchweg deutliche schwarzpigmentierte Facettenaugen vorhanden. Überhaupt ähneln Arbeiter und Soldaten — ein Kennzeichen ihrer niederen Stellung — in ihrem ganzen Habitus noch sehr den Imagines im Gegensatz zu den Meso- und Metatermitiden, wo sich im Laufe der weiteren Entwicklung

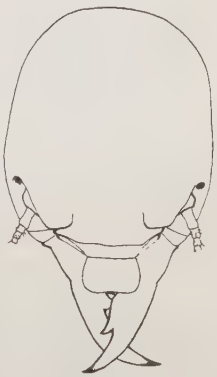
auffällige Unterschiede ergeben haben. Es war mir daher sehr angenehm, durch die Sammlung des hiesigen zoologischen Instituts in die Lage gesetzt zu sein, auch die Augen dieser primitiven Arbeiter- und Soldatenformen in meine Untersuchungen einschließen zu können.

Im Verhältnis zur Größe des Kopfes und mit den Augen der Geflügelten verglichen sind die Facettenaugen der Arbeiter und Soldaten von *Hodotermes vagans* Hag. winzig zu nennen. Sie liegen (Textfig. 36 und 37) am hinteren Rand der Fühlergrube. Sie sind flach und gehen ohne scharfe Grenze in die übrige Chitinbedeckung des Kopfes über. Da sie aus nur etwa 30 Facetten bestehen, ist natürlich ein deutliches Sehen ausgeschlossen.



Textfig. 36.
Kopf des Arbeiters von *Hodotermes vagans* Hag.

Die geringe Größe der Facettenaugen läßt vermuten, daß hier funktionslose, zur Lichtperzeption untaugliche Organe vorliegen. Durch die mikroskopische Untersuchung wird dies voll und ganz bestätigt. Wenn daher Desneux den Soldaten der Gattung *Hodotermes* Hag. »sehr gut ausgebildete« Facettenaugen zuschreibt, so dürfte dies für *Hodotermes vagans* Hag. wenigstens nicht zutreffen. Auch die Annahme Escherichs (1909) »entsprechend dem Besitz von gut ausgebildeten Augen führen manche — im Gegensatz zu fast allen übrigen Termiten — ein freies Lichtleben, indem sie bei Tage in großen Zügen ausziehen, um Blattstücke usw. einzuschleppen« halte ich nicht für richtig. Schon daß nur manche von ihnen am Tage außerhalb des Nestes angetroffen werden, anderseits auch augenlose Termiten wie *Termes Lilljeborgi* Sjöst., *Eutermes monoceros* Koen. (Bugnion 1909) u. a. tagsüber Streifzüge unternehmen, spricht — ganz abgesehen von der geringen Entwicklung der Sehorgane — dagegen, das Vorhandensein von Facettenaugen in diesem Falle mit dem Lichtleben in Verbindung zu bringen. Das Vorkommen der Augen bei *Hodotermes* Hag. ist weiter nichts als ein primitiver Charakter.

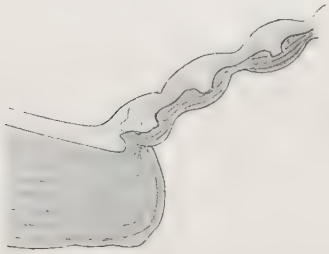


Textfig. 37.
Kopf des Soldaten von *Hodotermes vagans* Hag.

Beim Arbeiter fallen bei der Betrachtung mit der Lupe medial von den Facettenaugen, mehr nach vorn zu gelegen, zwei scharf um-

randete, ovale helle Flecke auf; die Ocellenrudimente, wie sich bei der Untersuchung der Schnitte herausstellt. Sie stehen noch durch einen Nervenstrang mit dem Gehirn in Verbindung. Das Chitin ist über dieser Stelle sehr dünn, nicht wie sonst verdickt und zu einer Linse umgebildet. Von der Verdünnung wird nur die lamellöse Innenschicht der Cuticula betroffen, die äußere Secretcuticula hat normale Stärke. Beim Soldat war zwar äußerlich von Punktaugen nichts zu sehen, doch ließen sich auf Schnitten Spuren nachweisen. Wie bei den Ocellen schien mir auch bei den Facettenaugen der Soldaten die Reduktion etwas weiter vorgeschritten zu sein als beim Arbeiter.

Aus der deutlichen Felderung der Hornhaut geht hervor, daß die Termiten »multicorneale Facettenaugen« besitzen, wo jedem Omma eine eigene Linse zukommt. Ich betone dies hier, da die gleichfalls zu den Corrodentien gehörigen Mallophagen — wie verschiedene Ringelkrebse — nach Enderlein (1903) »unicorneale Facettenaugen« haben, die zwar aus zahlreichen Ommatidien, aber nur einer einzigen, facettenlosen Cornea zusammengesetzt sind.



Textfig. 38.
Cuticula und Cornea von *Hodotermes vagans* Hag. Arbeiter.

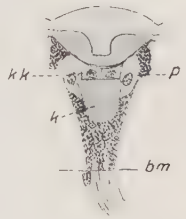
Über den Facettenaugen der Arbeiter und Soldaten von *Hodotermes vagans* Hag. ist wie über den rudimentären Ocellen das Chitin auffallend stark verdünnt (Textfig. 38). Von keinem andern Arthropoden ist mir ein derartig extremes Verhalten bekannt, gewöhnlich hat die Cornea die gleiche Dicke wie die Chitincuticula der Haut. An der Cornea haben wir zwei Schichten zu unterscheiden. Auch hier ist nur die lamellöse, dunklere Innenschicht verdünnt, die hellere, homogene Außenschicht hat dieselbe Stärke wie die des umgebenden Integuments. Die letztere, die »Secretcuticula« springt in den einzelnen Facetten gegen die Innenschicht zapfenartig vor. Dieser Zapfen ist der Abguß der durch Kristallzellen und Hauptpigmentzellen gebildeten Matrize. Nach der Häutung erhärtet, wird er durch die nach und nach entstehende quergestreifte proximale Chitinschicht abgehoben. So entsteht nicht nur dieses merkwürdige Gebilde, sondern allgemein die innere Wölbung der distalen Corneaschicht.

Die Facetten sind beiderseits convex gewölbt, nach innen etwas stärker als nach außen. Trotz ihres unterirdischen Lebens und der

minierenden Tätigkeit ist bei den Termiten überhaupt die äußere Facettenwölbung oft sehr bedeutend, auch bei *Forficula auricularia* L. und andern gleichfalls unter der Rinde, unter Steinen und ähnlichen versteckten Orten lebenden Insekten ließ sich dies beobachten. Anderseits waren die Facetten z. B. bei Acridiern und Locustiden, typisch freilebenden Formen, außen fast eben. Ich hebe dies nochmals hervor, da flache Facetten oft kritiklos auf die zufällig damit zusammenfallende subterrane oder sonstwie verborgene Lebensweise des Trägers zurückgeführt werden. Schon die Kleinheit der Elemente spricht gegen eine solche Annahme.

Längsschnitte durch das Auge der *Hodotermes vagans*-Arbeiter und -Soldaten lassen nur im Augencentrum eine deutliche Differenzierung in Ommen erkennen. Die randständigen Ommatidien machen einen rudimentären Eindruck und gehen ohne scharfe Grenze in reichpigmentierte verlängerte Hypodermiszellen über.

Beim Studium der einzelnen Augenkeile (Textfig. 39), die merkwürdig kurz und breit gebaut sind, fällt das Überwiegen des Kristallkegels auf. Er beansprucht reichlich die Hälfte der Ommalänge. An die Linse schließen sich distal vier Zellen mit hellem Plasma an (Textfig. 39 *kk*), es sind die Kristallzellen mit den Semperschen Kernen. Nach innen scheiden sie den chitinösen Kristallkegel aus (Textfig. 39 *k*). Dieser ist im Verhältnis zur Größe des ganzen Ommas auffallend breit und groß und reicht fast bis zur Basalmembran. Eine Teilung in vier Abschnitte konnte ich nicht bemerken.




Textfig. 39.
*Hodotermes vagans* Hag. Ommatidium aus dem Auge eines Arbeiters. Oc. 1, Obj. 7.

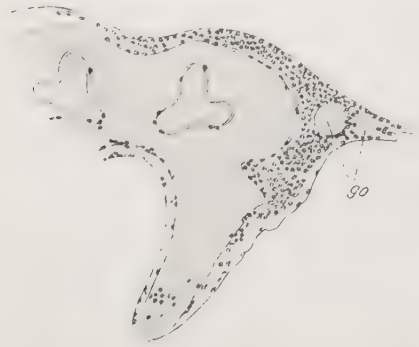
Die Facettenaugen der Termiten sind demnach, da echte Kristallkegel ausgebildet sind, dem euconen Typus Grenachers zuzurechnen. Auch die nahe verwandten Embiiden, gleichfalls Isopteren, besitzen nach Grassi und Sandias (1896) eucone Facettenaugen[1].

Lateral von den Kristallzellen lassen sich die zwei Hauptpigmentzellen (*P*) nachweisen. Distal liegen sie der Cornea an und ziehen sich proximal an den Seiten des Kristallkegels herab. Sie führen einen hellen pigmentlosen protoplasmatischen Inhalt und heben sich deutlich von den Retinula- und Irispigmentzellen ab. Ihre Kerne liegen fast in

[1] Redikorzew, W., Das Auge von *Embia taurica* Kusn. Revue Russe, Ent. Vol. VII. 1907 war mir nicht zugänglich.

gleicher Höhe mit den Semperschen Kernen. Zahl und Anordnung der Nebenpigmentzellen, die die Lücken zwischen den einzelnen Ommatidien ausfüllen, und deren Kerne dicht unter der Cornea liegen, war nicht festzustellen.

Während demnach der distale Abschnitt des Auges ziemlich gut ausgebildet ist, macht der lichtperzipierende proximale Teil einen ganz unfertigen Eindruck. Abgesehen von ihrer geringen Länge, läßt die retinale Schicht, in die sich die Kristallkegel tief einsenken, auf Querschnitten nur sehr undeutlich eine rosettenartige Anordnung erkennen. Bei der Kleinheit der Zellen und dem Reichtum des Auges an einem äußerst resistenten Pigment konnte weder auf Quer- noch auf Längsschnitten ihre genaue Zahl ermittelt werden. Rhabdome waren nicht zu entdecken.




Textfig. 40.

*Hodotermes vagans* Hag. Querschnitt durch das Gehirn eines Soldaten. Oc. 1, Obj. A.

Proximal wird das Auge von der Basalmembran (*bm*) begrenzt, die von den ins Innere des Auges eintretenden Nervensträngen durchsetzt wird.

Da der optische ganglionäre Apparat in direktem Verhältnis zur Größe der Facettenaugen steht, liegt die Vermutung nahe, daß die Verkleinerung der Facettenaugen mit einer entsprechenden Reduktion der Sehganglien verbunden ist. In der Tat sind Augenganglien und Nervus opticus (Textfig. 40) wenig entwickelt.

Wenn ich bisher die Augen der Arbeiter und Soldaten von *Hodotermes vagans* Hag. reduziert nannte, so folgte ich dabei der üblichen Bezeichnung wider meine Überzeugung. Jedoch bedurfte ich erst eines gewissen Untergrundes, bevor ich meine gegenteilige Ansicht äußern konnte und behielt daher die alte Benennung vor der Hand bei. Meiner Meinung nach sind die Facettenaugen dieser primitiven Arbeiter- und Soldatenformen, überhaupt die Augenspuren, die ich, wie ich gleich bemerken will, bei den Arbeitern und Soldaten sämtlicher von mir untersuchten Termiten nachweisen konnte, nicht wie allgemein von Holmgren, Escherich u. a. angenommen wird, reduzierte, rückgebildete, sondern in ihrer Entwicklung stehengebliebene Sehorgane.

Beim Studium der Facettenaugen der *Hodotermes*-Arbeiter und -Soldaten fiel mir auf, daß sie in vielen Punkten mit den Augen der von mir bearbeiteten Nymphen, Jugendformen der Geschlechtstiere, übereinstimmen. Auch bei den Nymphen mit kurzen Flügelscheiden sind — wie später ausführlich dargelegt werden wird — um nur das Wesentlichste herauszugreifen, die Augen flach, facettenarm und nicht scharf vom Kopf abgesetzt. Auch bei ihnen hat erst in der Mitte des Auges eine Umbildung der Hypodermiszellen in Ommatidien stattgefunden, und die retinale Schicht bleibt gleichfalls in ihrer Entwicklung weit hinter der dioptrischen zurück. Wie bei den Locustidenlarven sind selbst bei genauester Beobachtung und mit der stärksten Vergrößerung Rhabdome nicht aufzufinden. Im reduzierten Facettenauge von *Myrmecophila acervorum* Panz. sind dagegen nach Schimmer (1909) die Kristallkegel völlig geschwunden, die lichtperzipierenden Elemente aber wohlerhalten. Außerdem liegen bei *Hodotermes vagans* Hag., wie wir sahen, bei Arbeitern und Soldaten die Hauptpigmentzellen mit ihren Kernen wie bei den Larven der Laubheuschrecken dicht unter der Cornea, während sie im Imaginalstadium auch bei den Termiten lateral der Spitze des Kristallkegels anliegen. Fügen wir hierzu noch die Resultate Herbsts (1899) über die Regeneration von Crustaceenaugen, nach denen bei den Regeneraten »besonders der distale Teil des Auges, die Kristallkegelschicht, ausgebildet war, während der Retinaabschnitt in der Entwicklung zurück war und vor allen Dingen der Rhabdome noch vollkommen entbehrte, obwohl die Retinulazellen von dem charakteristischen Aussehen des normalen Auges bereits vorhanden waren«, so kommen wir, da die Regeneration der Augen nach Steele im ganzen mit ihrer Ontogenese übereinstimmt, zu dem Schluß, daß die Facettenaugen der Arbeiter und Soldaten der Termiten nicht reduzierte, verkümmerte, sondern unfertige, in der Entwicklung stehengebliebene Sehorgane darstellen. Das Gleiche gilt für die Punktaugen. Arbeiter und Soldaten sind ja überhaupt »nicht ausgereifte, in ihrer Entwicklung gehemmte und definitiv fixierte Jugendstadien« (Escherich 1909).

Die Augenlosigkeit der Termitenarbeiter und -soldaten, die sich in der Regel nicht fortpflanzen, ist keine Anpassung negativer Art. Die Keimplasma- und Vererbungstheorie Weismann's, daß im Keimplasma der Termiten außer männlichen und weiblichen Iden auch besondere Iden der Arbeiter und Soldaten enthalten sind, deren Augen- und Flügeldeterminanten in irgendwelchem Grade verkümmert sind, haben wir zu ihrer Erklärung nicht nötig. Übrigens sei bemerkt,

daß ich sie auch sonst (Instinkt s. u.) für die Neutra der Termiten für überflüssig halte. Die gewaltige Entwicklung der Mandibeln bei den normalen Soldaten, der Stirndrüse bei den Nasuti sind wahrscheinlich Überschußbildungen — bei der Arbeiter- und Soldatenkaste kommen materielle Leistungen für die Fortpflanzung völlig in Wegfall — wie die sekundären Geschlechtsmerkmale bei den Männchen vieler Insekten, die wohl kaum durch sexuelle Selektion ihre Erklärung finden dürften.

Daß wir es hier nur mit an der Weiterentwicklung gehinderten Augenanlagen, einem Kleinbleiben der Augen zu tun haben, dafür spricht auch das Verhalten der Neotenen oder Ersatzgeschlechtstiere. Bei Verlust des Königspaares können unter anderm auch Arbeiter und Soldaten zum Ersatz herangezogen werden. Bei diesen neotenischen Geschlechtstieren, den ergatoiden Individuen, wie sie Silvestri nennt, wird die Entwicklung wieder aufgenommen, die Genitalorgane bilden sich weiter aus, ebenso die Anlagen der Augen und Flügel, es treten kleine Facettenaugen und Flügelstummel auf.

Die Entwicklung, die das Facettenauge während der Epimorphose des Geschlechtsindividuums durchmacht, findet somit bei den Arbeitern, bzw. Soldaten ihr Gegenstück. Von den eben besprochenen Augen der Arbeiter und Soldaten der ältesten Termiten finden sich alle Übergänge bis zur linsenförmigen Augenanlage und einfachen Sinnesplatte bei den Neutra der jüngsten, d. h. am höchsten stehenden Termitenformen. Wahrscheinlich tritt die Differenzierung in Fortpflanzungstiere und Arbeiter (bzw. Soldaten) bei den Prototermitiden im allgemeinen auf einem höheren Larvenstadium ein oder die Entwickelung der letzteren wird erst später eingestellt als bei den Meso- und Metatermitiden. Vielleicht erklärt sich auf ähnliche Weise das Vorkommen von Augenspuren bei dieser und jener höheren Termite in der Arbeiter- und Soldatenkaste; und ist daher nicht mit dem Lichtleben in Zusammenhang zu bringen. Leider kann ich hierüber nur Vermutungen aufstellen, da unsere Kenntnisse über die postembryonale Entwicklung der Termiten bisher noch sehr lückenhaft sind.

### *Termes cingulatus* Burm.

Geflügelte Imago. Untersucht wurden mehrere geflügelte Männchen und Weibchen. Da jedoch die Ausbildung der Facettenaugen bei beiden die gleiche ist, kann von einer getrennten Beschreibung abgesehen werden. Das Gesagte gilt — auch bei den andern bearbeiteten Termiten — stets für beide Geschlechter.

Die Männchen schwärmender sozialer Insekten wie Bienen und Ameisen, besitzen größere Augen und Fühler als die zugehörigen Weibchen. Besonders schön kommt dies bei dem lateralen Hermaphroditen von *Azteca instabilis* Sm. zum Ausdruck, der rechts die männlichen, links die weiblichen Charaktere trägt. Ich glaubte daher anfangs, daß ich auch bei den Termiten auf einen derartigen geschlechtlichen Dimorphismus stoßen würde. Männchen und Weibchen besitzen aber, wie sich im Laufe der Untersuchungen herausstellte, gleich große Facettenaugen. In der Wölbung, in der Zahl der Ommen wie im feineren Bau ließen sich Unterschiede nicht auffinden. Der Grund hierfür war nach genauerer Kenntnis der Termitenbiologie leicht einzusehen.

»Noch während des ‚Schwärmens' in der Luft findet bei vielen Ameisen die Befruchtung statt. Die Männchen stürzen sich auf die Weibchen und klammern sich an ihnen fest . . .« (Escherich 1906). Bei den Termiten dagegen ist das Schwärmen kein »Hochzeitsflug« wie bei den Formiciden. Die Begattung wird nicht in der Luft vollzogen. Ganz abgesehen davon, daß bei der Art und Weise wie die Copula erfolgt, eine Befruchtung während des Schwärmens nach Escherich (1909) ausgeschlossen ist — schon Müller (1873) hält »bei dem dürftigen Flugvermögen der Termiten und bei dem Mangel von Begattungswerkzeugen die Begattung in der Luft für geradezu unmöglich« — kann aus einem andern triftigen Grund die Copula während des Fluges nicht ausgeführt werden. Wenn die Geflügelten den heimatlichen Bau verlassen, sind sie »noch weit von der Geschlechtsreife entfernt«. Wieder zu Boden gefallen, feiern Männchen und Weibchen nur Verlobung, wie es Müller (1873) treffend bezeichnet, erst nach oft monatelanger »Brautzeit«, wenn die Sexualdrüsen ihre volle Reife erlangt haben, erfolgt im Nest die geschlechtliche Vereinigung.

Hoden und Eierstöcke sind also zur Zeit des Ausschwärmens noch völlig unentwickelt, bisweilen kaum zu sehen. Der Flug der Weibchen ist daher nicht wie bei Ameisen, Bienen und andern Insekten infolge der größern Belastung des Abdomens durch enorme Ausbildung der Ovarien schwerfälliger und langsamer als der der Männchen. Beide Geschlechter sind sich überhaupt zur Zeit der Luftreise sehr ähnlich und nur schwer zu unterscheiden. Die Männchen sind nicht rascher und beweglicher, so ist es auch nicht zu einer verschiedenen Ausbildung der Facettenaugen wie bei andern Insekten gekommen.

Wie bei den Ameisen beginnt auch bei den Termiten nach Müller (1873) »zum Teil schon während des Fluges die Jagd der Männchen nach einer Genossin«. Ich erwähne es, da dies wieder zeigt, daß größere

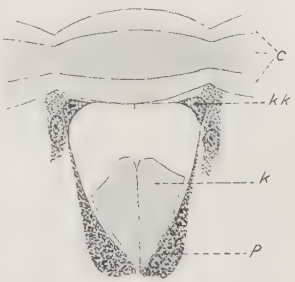
Facettenaugen bei Drohne und Ameisenmännchen z. B., sekundäre Geschlechtsmerkmale, nicht etwa im Kampf um den Besitz der Weibchen entstanden sind, sondern ihre einfache Erklärung in der leichteren und schnelleren Beweglichkeit der Männchen finden.

Bei *Termes cingulatus* Burm. konstatierte ich zwar insofern eine Verschiedenheit, als die Facettenaugen der Männchen schwarz, die der Weibchen braun waren. Dies ist jedoch meiner Meinung nach nicht als sexueller Dimorphismus im eigentlichen Sinne aufzufassen, eine Deutung in dieser Richtung dürfte zum mindesten schwierig und sehr gewaltsam sein. Die Ursache dieser verschiedenen Augenfärbung ist folgende.

Beide Geschlechter wurden von Dr. Jordan in ein und demselben Termitennest gleichzeitig gefunden. Nun geht bei den Ameisen die Entwicklung der Männchen schneller vor sich als die der Weibchen, eine unter den Insekten nicht gerade vereinzelt dastehende Erscheinung. Sie verlassen daher schon vor den Weibchen das Heimatnest, falls sie nicht von den Arbeitern zurückgehalten werden. Wenigstens sehe ich hierin, in der früheren Verwandlung der Männchen die Erklärung für das getrennte Ausziehen von Männchen und Weibchen, nicht wie Loeb (1890) in der geringeren heliotropischen Reizbarkeit der Weibchen. Auch bei manchen Termiten schwärmen Männchen und Weibchen nicht zur selben Zeit. Escherich (1909) schreibt nämlich, »während die einen Autoren, wie Grassi, Silvestri usw. die beiden Geschlechter getrennt voneinander ausschwärmen lassen, soll nach andern diese Trennung von Männchen und Weibchen nicht existieren. Wenn man das verschiedene Verhalten der Ameisen in dieser Beziehung berücksichtigt, so ist es sehr wohl möglich, daß beide Anschauungen zutreffend sind, d. h. daß sich eben die verschiedenen Termiten darin ungleich verhalten«. Es liegt der Schluß nahe, daß die verschiedene Färbung der Augen bei Männchen und Weibchen von *Termes cingulatus* Burm., die sonst völlig rätselhaft bliebe, in der späteren Verwandlung der Weibchen begründet liegt. Wir dürfen annehmen, daß das Pigment, das während der Häutung verschwindet, ich erinnere an die Ausführungen über die Pigmentlosigkeit des Facettenauges der frischgehäuteten Larve von *Forficula auricularia* L., bei den Weibchen noch nicht wieder völlig gebildet worden ist, und hierdurch die hellere Farbe des Auges bedingt wird.

Nach diesen Betrachtungen allgemeinerer Art wende ich mich nunmehr der histologischen Beschreibung des Imagoauges von *Termes cingulatus* Burm. zu.

Über den runden, trotz des hypogäen Lebens stark gewölbten Facettenaugen ist das Chitin ein wenig verdünnt. Am Augenrande springt es nach dem Kopfinnern zu leistenartig vor, eine bei hemimetabolen Insekten häufig zu beobachtende Einrichtung, »welche die Einzelaugen stützt und in ihrer Lage erhält« (Carrière 1885). Die Corneafacetten (s. Textfig. 41), nach außen stärker gewölbt als nach innen, sind deutlich dreischichtig. Von den drei Schichten ist die äußere convex-konkav, stark lichtbrechend und homogen. Sie erscheint gelblich wie die äußere, ältere Chitinlage der Cuticula. Johnas (1911) gibt eine derartig gelbe Zone auch von *Hepialus sylvanus* an. Die mittlere ist schwach gefärbt und läßt senkrecht zur Oberfläche eine feine Querstreifung erkennen. Die glashelle Innenschicht färbt sich wie die äußere nicht mit Hämalaun und erscheint gleichfalls homogen. Dreischichtig ist die Cornea, wenn auch in etwas andrer Weise, auch bei *Termes cumulans* Koll., ebenso u. a. bei *Myrmecophila acervorum* Panz., es ist also nicht auf die Termiten beschränkt. Welchen Faktoren die Dreischichtigkeit der Hornhaut ihre Entstehung verdankt, war mir leider nicht möglich nachzuweisen. Nur eine genaue Untersuchung der einzelnen Phasen der Neubildung vor und nach der Häutung dürfte darüber Aufschluß geben. Soviel ist sicher, es ist kein der Cornea eigentümliches Verhalten. Die Cuticula der Insekten überhaupt zeigt nicht selten einen Aufbau aus drei Schichten, abgesehen von der lamellösen Struktur der Innenschicht, die sich durch verschiedenes Tinktionsvermögen voneinander abheben. Die Cornea ist ja ihrer Natur nach dasselbe wie die umgebende Epidermis.




Textfig. 41.

*Termes cingulatus* Burm. ♀. Längsschnitt durch den distalen Teil eines Ommatidiums. Oc. 4, Obj. 7.

Der dioptrische Apparat der einzelnen Ommatidien besteht weiterhin aus den vier Kristallzellen. Sie schließen sich der inneren Corneawölbung eng an. Ihre Kerne, die Semperschen Kerne, liegen an den Seiten der Kegelbasis. Der Kristallkegel (s. Textfig. 41) ist, da sehr weich, meist stark geschrumpft. Nur selten tritt auf Querschnitten seine Zusammensetzung aus vier Teilstücken deutlicher hervor. Am proximalen Ende ist er plan abgestutzt, distal mehr oder weniger in eine Spitze ausgezogen; der positive Abdruck des von den Kristallzellen gebildeten Negativs. In der Figur, die einen Schnitt durch den diop-

trischen Apparat eines Ommatidiums von *Termes cingulatus* Burm. ♀ darstellt, kommt dies nicht sehr scharf zum Ausdruck.

Der Kristallkegel wird von den beiden Hauptpigmentzellen becherförmig umgeben. Ihre Kerne liegen dem proximalen Kristallkegelende an, wo das Pigment besonders dicht gehäuft ist. Außer durch die Hauptpigmentzellen werden die einzelnen Facettenglieder noch durch Nebenpigmentzellen, Pigmentzellen zweiter Ordnung, optisch isoliert. Ein eigener Kranz von Nebenpigmentzellen ist nicht ausgebildet. Etwa neun liegen um jedes Omma und gehören zum Teil benachbarten Ommatidien gemeinsam an. Zellgrenzen sind auf einigen Querschnitten gut zu erkennen. Ihre Kerne liegen ein wenig proximal von den Kernen der kristallogenen Zellen.

Was den lichtperzipierenden Teil des Facettenauges anbelangt, so vermag ich darüber leider nur wenig zu sagen, da sich das mir zur Verfügung stehende Material in einem für feinere mikroskopische Untersuchungen ungeeigneten Zustand befand.

Nach der Ausbildung der Retinula und des Rhabdoms gehört das Komplexauge der Termiten zu der Modifikation — Grenacher (1879) unterscheidet im ganzen vier Hauptformen der Retinula —, bei welcher »die Stäbchensäume sämtlicher Zellen der Retinula zu einem axialen, anscheinend einfachen Strang (dem Rhabdom) verschmelzen, an dem man zuweilen auf Querschnitten noch Spuren der Trennungslinien nachweisen kann. Häufig fehlen auch diese und man ist dann auf die Zählung der Zellen angewiesen, die auf Querschnitten rosettenartig um den axialen Strang angeordnet sind«.

Das Rhabdom ist distal eben abgeschnitten und schließt sich direkt an das plan abgestutzte proximale Kristallkegelende an. Proximalwärts nur wenig an Stärke abnehmend, zieht es sich bis zur Basalmembran hin. Da außer den Haupt- und Nebenpigmentzellen auch die Retinulazellen reichlich Pigment führen, so »wird ein Rhabdom nur von solchen Strahlen getroffen, die durch die diesem zugehörigen Corneafacetten gegangen sind« (Demoll 1910). Wir haben es demnach bei den Termiten mit typischen Appositionsaugen zu tun, wie sie nach Demoll die »ausschließlich am Tage fliegenden Insekten« besitzen, nicht mit Superpositionsaugen, bei denen es mehr auf die Ausnutzung der Lichtintensität als auf Formenrezeption ankommt, die bei den meisten Crustaceen und nachts fliegenden Insekten angetroffen werden. Ein Hinweis, daß die Komplexaugen der Termiten nur beim Schwärmen in Funktion treten, nicht aber während des Lebens im nächtlichen Dunkel des Nestes. Auch die geringe Größe der Cornealinsen

sowie die Kürze der Kristallkegel spricht dafür, daß es keine Dämmerungsaugen sind.

Eine Querstreifung des Rhabdoms war selbst bei Anwendung stärkster Systeme nicht wahrzunehmen, was ich der mir unbekannten Konservierung der Objekte zuschreibe. Auch über Zahl und Anordnung der Retinulazellen konnte ich selbst mit Benutzung des Apochromaten weder auf Quer- noch auf Längsschnitten genaue Aufklärung erhalten. Queransichten ergaben zwar rosettenförmige Bilder, Zellgrenzen waren aber nicht sichtbar. Da am Rhabdom eine Zusammensetzung aus Rhabdomeren nicht zu sehen war, war auch von dieser Seite kein Aufschluß über die Zahl der Retinulaelemente zu bekommen. Ebenso führte eine Zählung ihrer Kerne, die in verschiedener Höhe liegen und im Gegensatz zu den kleineren runden Kernen der Nebenpigmentzellen länglich oval sind, zu keinem einwandfreien Resultat.

### *Termes cumulans* Koll.

Geflügelte Imago. Die runden, seitlich vorspringenden Facettenaugen der geflügelten Männchen und Weibchen von *Termes cumulans* Koll. zeigen, von kleineren Differenzen abgesehen, im großen und ganzen die gleichen Bauverhältnisse wie die eben beschriebenen Augen der Geflügelten von *Termes cingulatus* Burm. Die Komplexaugen der Termiten oder weißen Ameisen sind überhaupt, wie sich im Laufe der Untersuchungen herausstellte, sehr einförmig gebaut. Da jedoch bisher eingehende Arbeiten über die Augen dieser in mehr als einer Beziehung höchst interessanten Insektenfamilie fehlen, halte ich schon aus diesem Grunde eine ausführliche Darlegung der von mir untersuchten Imagoaugen nicht für unangebracht, noch dazu, wo ich bei der Schilderung der bei den Arbeitern und Soldaten auftretenden Augenanlagen sowie der Sehorgane der verschiedenen mit Flügelscheiden versehenen Jugendstadien vergleichsweise auf die Augen der ausgewachsenen Individuen bezug zu nehmen habe.

Ganz im Gegensatz zu *Termes cingulatus* Burm. bleibt die äußere Wölbung der Corneafacetten bei *Termes cumulans* Koll. weit hinter der inneren zurück. Trotz gleichartigster Lebensbedingungen verhalten sich hierin, wie gesagt, selbst nah verwandte Insekten ganz verschieden.

Die Cornea setzt sich aus drei scharf voneinander getrennten Lagen zusammen. Die plankonvexe, sich mit Hämatoxylin-Molybdänsäure intensiv färbende Außenschicht ist dadurch merkwürdig, daß sie nicht kontinuierlich in die der benachbarten Cornealinsen übergeht. Auch

bei *Myrmecophila acervorum* Panz. fand Schimmer (1909) eine Schicht, »die den Zwischenräumen zwischen den einzelnen Ommen nicht folgt«; nur war es hier die mittlere der drei Corneaschichten. Auf diese plankonvexe Schicht folgen zwei konkav-konvexe, schalenförmig ineinandergreifende Schichten; die dicke Mittelschicht ist schwach gefärbt, die viel dünnere Innenschicht färbt sich nicht.

Zwischen distaler Corneawölbung und Kristallkegel finden sich die Semperschen Kerne. Die Kerne der Kristallzellen liegen der Vorderfläche des Kegels seitlich auf. Da älteres, längere Zeit in Alkohol konserviertes Material vorliegt, weisen die kurzen Kristallkegel ihrer gallertartigen Beschaffenheit wegen bedeutende Schrumpfungen auf. Dies war insofern günstig, als ich hierdurch Aufschluß über die Entstehung des Kristallkegels erhielt. Wie bei manchen Orthopteren waren auch hier zwischen den einzelnen, infolge der Schrumpfung auseinandergewichenen Kegelsegmenten auf Längs- wie auf Querschnitten die Membranen der Semperschen Zellen als feine Fäden deutlich nachzuweisen.

Claparède (1860), der erste, der in die bis dahin noch völlig unberücksichtigt gebliebene Entwicklung der Komplexaugen einzudringen suchte, kommt bei seinen Untersuchungen über die Genese des Kristallkegels zu keinem befriedigenden Resultat. Nach Konstatierung der Tatsache, »daß alle Kristallkörper in den facettierten Augen der Arthropoden in vier Teilstücke zerfallen«, fährt er fort: »Es fragt sich nun, wie und wo diese vier Kristallkörpersegmente erzeugt werden. Wird ein jedes derselben innerhalb der entsprechenden Zelle gebildet oder entsteht es vielleicht als äußere Ablagerung auf der Außenseite der Zellwand? Ich habe mir viel Mühe gegeben, um diese Frage mit Sicherheit entscheiden zu können, bin aber zu keinem bestimmten Schlusse gelangt. Das Letztere schien mir das Wahrscheinlichere zu sein.«

Nach meinen Befunden sind jedoch die Kristallkegel nicht nur wie Johansen (1893) meint »ursprünglich innere Ausscheidungen der Semperschen Zellen« — auch nach Grenacher (1879) »erscheint jedes Segment ursprünglich im Innern der zugehörigen Zelle«, sondern es bleiben vielmehr die einzelnen Kegelsegmente dauernd von der Membran der Mutterzellen umgeben und sind dadurch auch im Imagoauge streng von einander geschieden.

Niemals kann, wie Claparède (1860) meint, »durch Vergrößerung und allmähliche Koaleszenz dieser vier Kügelchen später der einzige Kristallkörper entstehen, an dem beim Imagozustande nicht einmal eine Spur dieses vierfachen Ursprungs zu erkennen ist«.

Aus diesen histologischen Befunden, wonach den einzelnen Segmenten aller echten Kristallkegel ein membranöser Mantel zukommt, geht weiterhin zweifellos hervor, daß die sog. Kristallkegelhülle oder -scheide der Autoren nichts anderes als die periphere Wandung der vier Kristallzellen ist. Daß sie nur an manchen Augen beobachtet wurde, hat darin seinen Grund, daß in diesen Fällen die Kristallkegel klein, das Plasma der Semperschen Zellen daher nicht vollständig in die chitinige Kegelsubstanz umgewandelt war, so daß eine helle Plasmapartie zwischen Kegel und Zellwand die »Kegelscheide« deutlich hervortreten ließ. Oder der weiche Kristallkegel war geschrumpft und hob sich dadurch von der Zellhaut ab. Anderseits konnte sie an resistenten, das ganze Lumen der Zellen ausfüllenden Kristallkegeln, deren Oberfläche der umhüllenden Zellmembran eng angeschmiegt bleibt, nur zu leicht übersehen werden.

Eine ausführliche historisch-kritische Übersicht über die sog. Kristallkegelscheide zu geben, auf die als erster Wagner (1835) aufmerksam machte und die er für die »wahre Ausbreitung des Sehnerven« hielt, dürfte wenig Zweck haben und soll daher unterbleiben. Nur soviel sei gesagt, daß man selbst noch in neuester Zeit die wahre Natur der »Kegelscheide« nicht erkannt hat. In seiner Arbeit »Das Facettenauge der Lepidopteren« (1911) schreibt Johnas S. 233: »Die Kristallkegel der Lepidopteren sind von einer zarten Hülle umgeben, die gleichfalls von den Semperschen Kernen ausgeschieden wird, in ihrem distalen Teil umschließt sie sie auch; bei einer ganzen Anzahl am Tage fliegender Formen, bei den Rhopaloceren, sowie wiederum bei den Zygäniden erfährt sie in ihrem distalen Teil eine Verdickung, die bisweilen so stark werden kann und sich so intensiv färbt, daß die Semperschen Kerne dem Auge des Beobachters verborgen bleiben können«. Daß die Kegelscheide bei den Tagfaltern besonders breit und auffällig ist, wo nach seinen eigenen Angaben »die Nachtfalter sich durch größere und resistentere Kristallkegel auszeichnen als die Tagfalter«, deren Kristallkegel meist klein und von gallertartiger Konsistenz sind, bedarf nach den vorangegangenen Erörterungen wohl keiner weiteren Erklärung. Beiläufig bemerkt halte ich seine weitere Annahme, daß die Kristallkegelhülle direkt in die Schaltzone Hesses übergeht, nicht für richtig.

Querschnitte durch den Kristallkegel von *Termes cumulans* Koll. lassen in der Regel eine Zusammensetzung aus vier Segmenten erkennen. »In der Regel«, denn es wurden auch Ausnahmen beobachtet. Von den Crustaceen abgesehen, bei denen das Vorkommen zwei-, drei- und

fünfteiliger Kristallkegel schon lange bekannt ist, sind in den Facettenaugen der Insekten bisher nur bei *Vanessa urticae* L., dem kleinen Fuchs, von Johansen (1893) fünf Kristallzellkerne in einem Omma entdeckt worden. »In Betreff der Sempersehen Kerne muß ich noch erwähnen, daß ich zuweilen fünf auf Querschnitten unter einer Facette zählte. Ob mit dieser Anomalie auch eine Zusammensetzung des Kristallkegels in den betreffenden Ommatidien aus fünf Teilstücken verbunden ist, konnte nicht verfolgt werden«. Ich war in dieser Hinsicht bedeutend glücklicher. Wie schon erwähnt, fand ich bei der Schnarrheuschrecke, *Psophus stridulus L.*, ziemlich häufig fünf Kristallzellen, und zwar konnte ich mit Sicherheit in allen Fällen die entsprechende Fünfteiligkeit des Kristallkegels nachweisen. Auch bei *Termes dives* Hag., wo ebenfalls hin und wieder unter einer Cornealinse fünf Sempersche Zellen auftraten, vermochte ich mich mit Hilfe der Schnittserien von der Zusammensetzung des Kegels aus fünf Abschnitten zu überzeugen. Stets besteht nach meiner Erfahrung der Kristallkegel aus so viel Segmenten als Kegelzellen vorhanden sind, wie es auch gemäß der Kristallkegelgenese der Fall sein muß.

Textfig. 42.

Anomale Kristallkegel aus dem Auge von *Termes cumulans* Koll. ♀. Oc. 1, Obj. 7.

Daß sich bei Insekten auch ab und zu dreiteilige Kristallkegel und demzufolge nur drei Sempersche Zellen finden, lehren Fig. 42 *a* und *b*, die Querschnitte durch ein Ommatidium aus dem Auge von *Termes cumulans* Koll. ♀ in verschiedener Höhe darstellen.

Auch bei *Termes cumulans* Koll. besteht, wie bei den Termiten gewöhnlich, der auf Querschnitten kreisrunde Kristallkegel zum mindesten in seinem distalen Abschnitt nicht aus vier »kongruenten« Teilstücken, wie es z. B. Johnas (1911) für die Rhopaloceren angibt. Zwei sich gegenüber liegende und in einer Linie aneinanderstoßende Segmente fallen vielmehr, wie ich bei den Kristallkegeln der Orthopteren öfters zu beobachten Gelegenheit hatte, durch ihre Größe auf. Die beiden kleineren Segmente schieben sich keilförmig zwischen sie ein, so daß es nicht wie bei den Schmetterlingen zu einer Zusammensetzung aus »durch deutliche Linien voneinander getrennten Quadranten« kommt. Die Anordnung der Kegelsegmente kehrt bei den Sempersehen Zellen regelmäßig wieder und umgekehrt, was nach ihrer Entstehung nicht weiter wundernehmen kann. Besonders schön zu sehen war dies

an dem in Textfig. 42 *c* im Querschnitt abgebildeten Kristallkegel eines Ommatidiums von *Termes cumulans* Koll., der auffällig vom normalen Typus abweicht und daher nicht unerwähnt bleiben soll.

Gegen seitlich einfallende Strahlen wird der distale lichtbrechende Apparat der Ommen von *Termes cumulans* Koll. vor allem durch die beiden den Kristallkegel urnenförmig umgebenden kurzen Hauptpigmentzellen geschützt. Ihre Kerne finden sich am proximalen Kegelpol. Außerdem gehören zu jedem Ommatidium noch eine Reihe Nebenpigmentzellen. Ihre Zahl ist größer als bei *Termes cingulatus* Burm., doch sind sie auch hier zum Teil benachbarten Ommen mit demselben Rechte zuzuzählen. Die länglichen Kerne liegen in der Höhe der Kegelspitze und nicht wie bei *Termes cingulatus* dicht unter der Cornea. Die Nebenpigmentzellen, die die Zwischenräume zwischen den einzelnen Ommatidien ausfüllen und dadurch im distalen Augenteil eine deutliche hexagonale Felderung hervorrufen, sind fadenförmig. Sie ähneln in ihrem Habitus ganz den langgestreckten pigmentierten Hypodermiszellen, in die die Facettenglieder am Augenrande übergehen und die nach Carrière (1886) »als Rest der Embryonalanlage zu betrachten sind«.

Auf Grund besserer Präparate war es mir möglich, über die Retinula dieser Art genaueren Aufschluß zu erhalten als bei den vorhergehenden. Da aber die Untersuchung des perzipierenden Ommenabschnittes zu keinem besonderen Ergebnis führte, die Retinula vielmehr ganz der Retinula des euconen Facettenauges entspricht, kann ich mich kurz fassen.

An der im Längsschnitt keulenförmigen Retinula fällt vor allem das im Verhältnis zu ihrer Gesamtausdehnung ungemein breite Rhabdom auf. Vorn plan abgestutzt erstreckt es sich, basalwärts nur wenig an Stärke abnehmend, im Centrum der Sehzellen bis zur Membrana fenestrata. Die Retinula verjüngt sich von vorn nach hinten gleichfalls nur in geringem Maße, so daß sie der Basalmembran ziemlich breit aufsitzt.

Zwischen Rhabdom und dem trotz langer Depigmentierung noch mit Pigment erfüllten dunklen Retinulaplasma hebt sich deutlich eine pigmentfreie Partie ab, die Schaltzone Hesses. Auf Querschnitten umgibt sie den runden Sehstab als heller Hof. Durch die Anwesenheit dieses sehr resistenten Pigments waren die Grenzen der Sehzellen nicht mit Sicherheit zu unterscheiden. Die Zusammensetzung des Rhabdoms aus Rhabdomeren ließ sich verschiedentlich wahrnehmen. Infolge der starken Färbung der Rhabdome mit Hämatoxylin-Molybdän-

säure war die genaue Zahl der Segmente aber nicht festzustellen. Ebenso kann ich nicht mit voller Überzeugung behaupten, die Plättchenstruktur des Sehstabes gesehen zu haben. Die Kerne der Sehzellen werden nicht von einer Schnittebene gleichzeitig getroffen; die Mehrzahl liegt im distalen Ende, die übrigen proximal.

Der ganglionäre Apparat ähnelt ganz dem von *Termes cingulatus* Burm. Wie dort sind drei optische Ganglien vorhanden. Im Anschluß an Bedau (1911) unterscheide ich von der Membrana fenestrata ausgehend: Nervenbündelschicht — »Die Partie von der Basalmembran bis zur Ganglienzellkernschicht des peripheren oder ersten Opticusganglion ausschließlich« —, erstes, zweites und drittes Opticusganglion. Die Bezeichnung »Retinaganglion« für die Nervenbündelschicht, die Johnas (1911) von Schneider (1902) übernimmt, wende ich nicht an.

Die das Auge durch die Öffnungen der Basalmembran verlassenden Nervenfasern sind mit Pigment belegt. Sie ziehen ziemlich gesondert zum peripheren Ganglion opticum. Hier und da treten in der Nervenbündelschicht Tracheen auf; ein Eintritt in das Augeninnere war nicht zu bemerken. Das erste optische Ganglion hat nierenförmige Gestalt ,und zwar ist seine Konvexseite der Basalmembran zugekehrt. An seiner dem Zentralhirn gegenüberliegenden konkaven Seite treten die Nervenfasern wieder aus, um nach partieller Durchkreuzung in das weit größere zweite Ganglion einzudringen. Zwischen zweitem und drittem oder zentralem Ganglion findet abermals eine teilweise Nervenkreuzung statt, ein drittes Chiasma vor dem Übergang ins Centralhirn wurde dagegen nicht beobachtet. Weitere Einzelheiten wie Anordnung der Kernmassen u. dgl. sind aus der Abbildung (s. Taf. IV, Fig. 5) zu ersehen. Die Sehganglien werden zusammen mit dem Zentralhirn von einer Membran umgeben, an der sich hier und da längliche Kerne beobachten lassen.

Soldat. Am Kopf ließ sich selbst bei näherer Betrachtung mit der Doppellupe nicht die leiseste Andeutung von Facettenaugen erkennen. Es ist aber jederseits am Protocerebrum ein Opticus vorhanden, wie man an Frontalschnitten sehen kann (s. Textfig. 43 *no*). Er setzt sich mit seinem verbreiterten distalen Ende an eine modifizierte Partie der Hypodermis an. In der Längsrichtung wird er von feinen Fasern durchzogen, zwischen denen längliche Kerne auftreten. Proximal sind deutlich, wenn auch nur sehr kleine, Augenganglien wahrzunehmen. Aus meinen Beobachtungen geht mit unbedingter Sicherheit hervor, daß bei den von mir untersuchten Termitensoldaten stets optische Ganglien angelegt sind. Ich betone dies, da Holmgren

(1909) Augenganglien bei den Soldaten nicht gefunden haben will. »Die Soldaten sind ja blind und deshalb sind die Sehganglien vollständig

Textfig. 43.
Querschnitt durch das Gehirn eines Soldaten von *Termes cumulans* Koll.

verschwunden, obwohl ein sehr dünner n. opticus meist noch vorhanden ist. Infolge des Fehlens der Sehganglien sind die Seiten des Protocerebrums beinahe kreisrund.«

In Textfig. 44 ist der periphere Teil des Sehnerven stark vergrößert gezeichnet. Die Hypodermis ist leider gerade an der Ansatzstelle zu sehr mazeriert, um genaue Einzelheiten erkennen zu lassen. Nur so viel läßt sich feststellen, daß die für gewöhnlich einschichtige Hypodermis hier mehrere Kernlagen aufweist. Im Präparat erscheint sie daher spindelförmig.

Textfig. 44.
*Termes cumulans* Koll. Längsschnitt durch das distale Ende des Opticus eines Soldaten.

Nasutus. Äußerlich ist keine Spur von Augen zu sehen. Auf Schnitten vermochte ich jedoch, Augenganglien sowie einen dünnen Nervus opticus nachzuweisen. Letzterer tritt an ein

Hypodermisstück heran, das sich durch seinen Kernreichtum und größere Zellen vor der übrigen Hypodermis auszeichnet.

Der Nasutus — er stammt aus dem Zoologischen Museum unsres Institutes —, war als *Termes cumulans* Koll. determiniert. Da aber Escherich (1909) die Regel aufstellt, »daß bei einer Art gewöhnlich nur der eine der beiden Typen auftritt, also entweder nur ‚normale Soldaten' oder nur ‚Nasuti' vorhanden sind«, so dürfte hier der Fall vorliegen, »daß die beiden vermeintlich zusammengehörigen Soldatentypen zwei verschiedenen Arten entsprechen, die räumlich nahe beieinander wohnen«. Weil er nun einmal von Dr. Jordan mit *Termes cumulans* Koll. zusammengefunden wurde, habe ich ihn hier angeschlossen.

Nymphe. Lespès (1856) hat die äußerlich sichtbaren Vorgänge bei der Entstehung der Facettenaugen der langflügeligen Nymphen (»Nymphes de la première forme«) von *Termes lucifugus* Rossi genauer verfolgt. »Si l'on examine ces Insectes en hiver ou au premier printemps, on ne voit pas trace d'yeux. Mais plus tard on voit paraître, petit à petit, une tache brune au point que l'œil doit occuper. Cette tache très visible en avril soulève la peau, de sorte que l'Insecte paraît avoir des yeux noirs sur une tête blanche.« Auf den inneren Bau geht er nicht ein, nur von den Cerebralganglien bemerkt er: »Nous avons vu que, dans les larves, ils présentent la première trace des nerfs optiques, dont l'extrémité n'arrive pas à la surface de la tête. Ici, ils sont plus distincts et plus longs, surtout si on les examine dans les nymphes, dont les yeux sont presque complètement développés.«

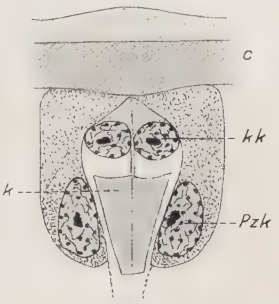
Da meine wenigen Beobachtungen nicht ausreichen, die Ontogenese der Komplexaugen der Termiten völlig klarzulegen, sehe ich von einer genauen Beschreibung der verschiedenen untersuchten Augenstadien ab und beschränke mich auf einige allgemeine Andeutungen.

Da bisher keine Arbeit vorliegt, die sich mit der Entwicklung des Facettenauges der hemimetabolen Insekten befaßt, konnte die irrige, weit verbreitete Ansicht entstehen, daß Larvenaugen und Imagoaugen der hemimetabolen Insekten gleich sind.

Dieser Ansicht vermag ich mich nicht anzuschließen, wie ich schon gelegentlich der Besprechung der Larven von *Forficula* und *Locusta* ausgeführt habe. Bei den Termiten ist dies besonders deutlich wahrzunehmen, da ihre Larven nicht von vornherein Facettenaugen besitzen. An der Stelle, wo bei den Geflügelten die Augen liegen, finden wir nur eine lokale, sich durch ihren Kernreichtum auszeichnende Verdickung der Hypodermis, eine Augenanlage. Die Behauptung Links (1909): »Bei den hemimetabolen Insekten fehlen die Larven-

Augen vollkommen; denn die aus dem Ei ausschlüpfende Larve gleicht schon im wesentlichen der Imago und ist von Anfang an mit Facettenaugen ausgestattet«, bedarf daher der Einschränkung. Außerdem zeigen Querschnitte durch die Nymphenaugen, daß hier erst im Werden begriffene, bei sehr jungen Stadien zum Sehen völlig untaugliche Facettenaugen vorliegen. Wie die Flügel entwickeln sich Stirnaugen und Facettenaugen nur langsam und erreichen ihre definitive Ausbildung erst bei dem fertigen Insekt, der Imago. Die Häutungsstadien haben auch in dieser Hinsicht mit den wahren Puppenstadien sehr viel gemein. »Der Unterschied wäre nur, vom physiologischen Gesichtspunkt aus, daß bei den Termiten das Puppenstadium in mehrere solche zerlegt ist, die in die Larvenentwicklung eingeschaltet sind, anstatt nach der Larvalentwicklung konzentriert aufzutreten« (Holmgren 1906).

Bei der Untersuchung der Nymphenaugen konstatierte ich, was mir schon bei den Locustidenlarven aufgefallen war, daß auf frühen Stufen trotz wohlentwickelter Linsen und Kristallkegel keine Rhabdome zu entdecken sind. Die hemimetabolen Insekten stimmen hierin mit den Crustaceen vollkommen überein, denn wie Herbst (1899) fand, war z. B. bei *Eupagurus* und *Palaemon* »besonders der distale Teil des Auges, die Kristallkegelschicht ausgebildet, während der Retinaabschnitt in der Entwicklung zurück war und vor allem der Rhabdome noch vollkommen entbehrte, obwohl die Retinulazellen von dem charakteristischen Aussehen des normalen *Eupagurus*-Auges bereits vorhanden waren.«




Textfig. 45.

Längsschnitt durch das distale Ende eines Ommatidiums aus dem Auge einer älteren Nymphe vom *Termes cumulans* Koll. Oc. 4, Obj. 7.

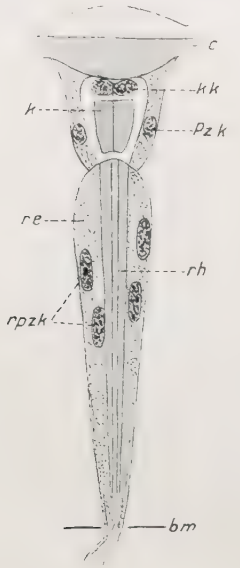
Besonders aber möchte ich auf Form und Lage der Hauptpigmentzellen (s. Textfig. 45) im Nymphenauge aufmerksam machen. Da auch im Auge älterer Nymphen die Hauptpigmentzellen, deren Kerne bereits dem proximalen Kegelende anliegen, sich zwischen Cornea und Sempersche Kerne einschieben, so kommen für die Abscheidung der Cornea nur die Hauptpigmentzellen in Frage.

### *Termes dives* Hag.

Geflügelte Imago. In Tafelfig. 5 ist ein Totalbild des Auges von *Termes dives* Hag. wiedergegeben, in Textfig. 46 ein Längsschnitt

durch ein Ommatidium derselben Art stärker vergrößert. Textfig. 47 endlich versinnlicht einen Querschnitt durch die distale Augenpartie.

Die Corneafacetten sind auf der Innenseite etwas stärker gekrümmt als auf der Außenseite. Man kann bei *Termes dives* Hag. nur zwei Schichten unterscheiden, eine helle obere und eine sich mit Hämalaun stark färbende untere. Der äußere Teil ist nur wenig dünner als der innere. Beide Schichten gehen am Augenrande kontinuierlich in die entsprechenden Lagen der gleichfalls zweischichtigen Cuticula über. Auch die Cornealinse der Ocellen setzt sich nebenbei aus zwei Lamellen zusammen.




Textfig. 46.
Ommatidium aus dem Imagoauge von *Termes dives* Hag. im Längsschnitt. Oc. 1, Obj. 7.

Die vier Semperschen Kerne (s. Textfig. 46 *kk*), bisweilen wurden fünf (Fig. 47 *kk*) gezählt, liegen direkt unter dem Mittelpunkt der inneren Corneawölbung. Sie sind nicht wie bei *Termes cumulans* Koll. und *Termes cingulatus* Burm. seitlich verlagert. Der Kegel, auf Querschnitten tritt dies deutlich hervor, besteht aus vier, bzw. fünf Abschnitten. Auch hier waren zwischen den geschrumpften Kegelsegmenten die Membranen der Kristallzellen zu sehen.

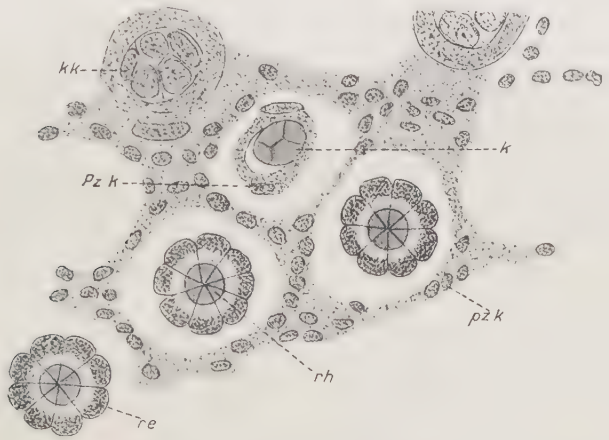
Die zwei Hauptpigmentzellen sind distal nicht spitz ausgezogen, sondern sitzen der Cornea ziemlich breit auf. Das Auge erinnert hierdurch sowie durch das Verhalten der Semperschen Kerne sehr an das Auge älterer Nymphen. Die Kerne der Hauptpigmentzellen erscheinen auf den Querschnitten bohnenförmig gekrümmt. Außer den beiden Pigmentzellen erster Ordnung halten zahlreiche Nebenpigmentzellen etwa seitlich einfallende Lichtstrahlen vom Kristallkegel ab. Die Kerne der letzteren sind langgestreckt und liegen in der Hauptsache am distalen Retinulaende, etwas über den Kernen der Sehzellen.

Die Retinula ist kolbenförmig. Ebenso ist der distale Teil des Rhabdoms bedeutend dicker als der basale. Der Durchmesser der Rosetten nimmt daher proximal an Größe ab. Das vorn gerade abgeschnittene Rhabdom wird von einer Schaltzone umgeben.

Über die numerische Zusammensetzung der Retinulaelemente konnte ich bei *Termes dives* Hag. sicheren Aufschluß erhalten. Die

Retinula (Textfig. 47 *re*) ist achtteilig; somit ist die Achtzahl der Sehzellen auch für die Termiten erwiesen. Die acht Retinulakerne liegen nicht in einer Ebene, sie zeigen überhaupt keine bestimmte Anordnung. Gemäß der Achtzahl der Retinulaelemente läßt das Rhabdom (Fig. 47 *rh*) auf Querschnitten eine Zusammensetzung aus acht Rhabdomeren erkennen.

Von den unter der Basalmembran in der Nervenbündelschicht auftretenden Tracheen zweigen sich feine Äste ab und treten durch dieselben Öffnungen der Membrana fenestrata, die auch den Nervenfasern zum Durchtritt dienen, ins Auge ein, jedoch so spärlich, daß




Textfig. 47.

Querschnitt durch die Ommatidien von *Termes dives* Hag. Imago in verschiedener Höhe. Oc. 1, Obj. 7.

ihnen jede Bedeutung für das Sehen abgeht. Für die optische Isolierung der Ommatidien etwa können sie nicht in Frage kommen.

Der Bau des Ganglienapparates ist der gleiche wie bei *Termes cumulans* Koll. Ich begnüge mich daher mit dem Hinweis auf die beigegebene Abbildung (Taf. IV, Fig. 5).

Großer Soldat. Das Vorhandensein von Sehnerven (s. Textfig. 48 *no*) von Augenganglien und einer mehrschichtigen Gruppe von Hypodermiszellen war auch hier deutlich festzustellen.

Wie schon oft angedeutet, haben wir in diesem Organ meiner Überzeugung nach im Gegensatz zu Holmgren nicht das Endprodukt einer Augenreduktion zu sehen. Vielmehr liegt im Vergleich mit ganz ähnlichen Verhältnissen bei den indifferenten Larven, die sich sowohl zu

Arbeitern, als Soldaten, als auch Imagines entwickeln können, und im Vergleich mit der Entstehung der Facettenaugen bei den Insekten überhaupt ein auf einer bestimmten Stufe fixiertes embryonales Augenstadium vor. Die Soldaten sind ja »in ihrer Entwicklung gehemmte und definitiv fixierte Jugendstadien«. Außerdem findet nur so das Auftreten kleiner pigmentierter Augen bei den ergatoiden Individuen Silvestris eine restlose Erklärung.

Natürlich kann ich mich mit der Ansicht Holmgrens, wonach die »rudimentären, reduzierten« optischen Nerven nur noch als Hautnerven fungieren, infolgedessen gleichfalls nicht einverstanden erklären.

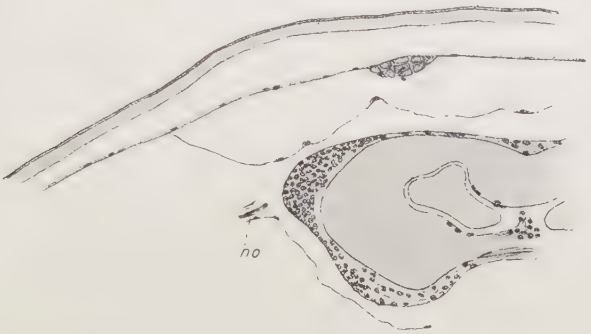
Textfig. 48.

Querschnitt durch das Gehirn des »großen Soldaten« von *Termes dives* Hag. Oc. 1, Obj. A.

Kleiner Soldat. Bei der Betrachtung des Kopfes ist von Facettenaugen nicht die geringste Andeutung zu entdecken. Die kleinen Soldaten von *Termes dives* Hag., die »eine Art Polizeidienst im Innern des Staates ausüben« (Escherich, 1909) — die Verteidigung des Nestes überlassen sie der großen Form —, machen, wie zu erwarten, keine Ausnahme. Hier habe ich ebenfalls Augenganglien entdecken können und von ihnen ausgehend Nervenstränge (s. Textfig. 49 *no*), die mit distal verbreitertem Ende an die Hypodermis herantreten. Wie bisher ist nur eine Seite des Gehirns gezeichnet

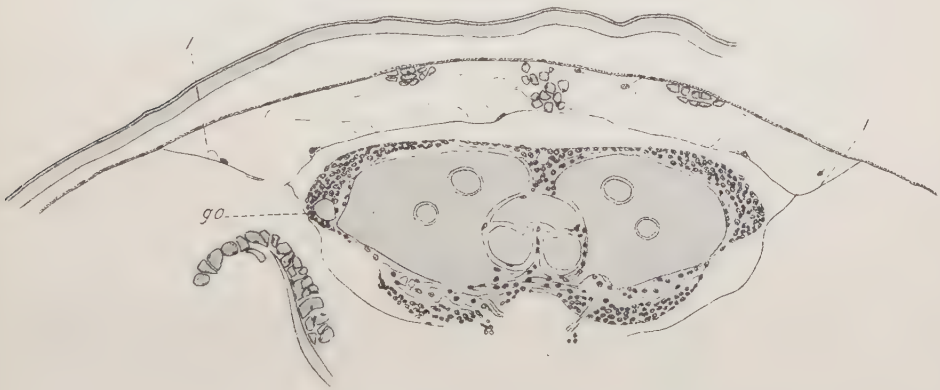
worden, da das Insektengehirn durch eine vertikale Mittelfurche in zwei vollkommen symmetrische Hälften zerlegt wird.

Wie die optischen und cerebralen Ganglien der Geflügelten wird auch bei den Soldaten Protocerebrum und Augennerv von einer bindegewebigen Scheide umgeben. Da diese Membran dem Gehirn nicht eng aufliegt, läßt sich am Nervus opticus ein dunkelgefärbter centraler Faser-




Textfig. 49.

Querschnitt durch das Gehirn des »kleinen Soldaten« von *Termes dives* Hag. Oc. 1, Obj. A.




Textfig. 50.

Querschnitt durch das Gehirn des »kleinen Soldaten« von *Termes dives* Hag. Oc. 1, Obj. A.

strang erkennen, der beiderseits von einer schmalen hellen Zone begrenzt wird. Hierdurch unterscheidet sich unter anderm der Opticus von den Ligamenten der Umhüllungsmembran, durch die das Gehirn am Kopf rechts und links aufgehängt erscheint (s. Textfig. 50 *l*), und mit denen bei schwacher Vergrößerung und Unkenntnis der Verhältnisse die Sehnerven leicht zu verwechseln sind. An der peripheren Ansatz-

stelle dieser Bindegewebsbänder ist aber nie eine Sinnesplatte zu finden.

Arbeiter. Äußerlich läßt nichts auf die Anwesenheit von Sehorganen schließen. Auf Schnitten ergeben sich aber die gleichen Verhältnisse wie bei den Soldaten, d. h. auch die Arbeiter von *Termes dives* Hag. besitzen Sehganglien, Nerven und durch Kernanhäufung verursachte Verdickungen der Hypodermis, d. h. Augenanlagen (s. Textfig. 51 *a* und *b*).

Textfig. 51.

*Termes dives* Hag. Querschnitte durch das Gehirn eines Arbeiters. Oc. 1, Obj. A.

»Augenrudimente« hat zwar bereits Holmgren (1909), der einzige, der sich bisher mit dem feineren Bau dieser Organe befaßt hat, bei den Arbeitern der höheren Termiten gefunden. »Wie schon gesagt, sind Augen bei den Arbeitern vorhanden. Sie sind aber außerordentlich reduziert. Sie bestehen ganz einfach aus einer Gruppe vergrößerter heller Hypodermiszellen, von denen einige (2—3) eine deutliche kreisförmige oder U-förmige Pigmentanhäufung besitzen.« Die optischen Ganglien sind ihm jedoch bei den Arbeitern entgangen. »Die Reduktion der Facettenaugen hat eine entsprechende Reduktion der Sehganglien mitgeführt. Die Sehnerven sind vielleicht vorhanden, aber enthalten, nur wenige Nervenfädchen und von den bei den Geschlechtstieren besonders den jungen, so wohlentwickelten Sehganglien kann man gar nichts entdecken. Die Seiten des Protocerebralganglions sind somit kreisförmig abgerundet.« Und S. 75 — es handelt sich um den Arbeiter von *Armitermes neotenicus* —, schreibt er: »Das Nervensystem ist durch

die Reduktion der Facettenaugen ein wenig verändert worden. Die Sehganglien sind aber nicht mehr zu erkennen, obschon sie wohl jedoch als Rudimente vorhanden sein dürften.«

Demgegenüber gelang es mir wie bei den Soldaten auch bei den Arbeitern das konstante Vorkommen kleiner optischer Ganglien nachzuweisen.

Es hätte dazu eigentlich keiner mikroskopischen Untersuchung bedurft, da Erwägungen rein theoretischer Art mich zu demselben Ergebnis geführt hatten.

Bei seinen Studien über die Regeneration exstirpierter Krebs-

Textfig. 52.

*Termes dives* Hag. Querschnitt durch das Gehirn einer Larve. Oc. 1, Obj. A.

augen war Herbst (1899) zu der Überzeugung gekommen, daß wahrscheinlich zwischen Augenganglien und Augenanlagen eine Kausalbeziehung besteht. Werden nun bei Verlust des Königs Arbeiter zum Ersatz herangezogen, so können bekanntlich bei diesen Arbeiterkönigen kleine pigmentierte Facettenaugen auftreten, die, wie Silvestri (1902) meint, »sekundär mit der Entwicklung der Genitalorgane ausgebildet sein mögen«. Demnach müssen Sehganglien bei den gewöhnlichen Arbeitern vorhanden sein, wenn wirklich, wie Herbst vermutet, »da während der Embryonalentwicklung die Anlage des Auges im engen Anschluß an jene der Augenganglien erfolgt«, von letzteren auf die distale Fläche des Auges ein Reiz ausgeübt wird, welcher die Hypodermiszellen zur Umwandlung in Ommatidien zwingt.

Larve. In seinen »Recherches sur l'organisation et les mœurs du Termite lucifuge« (1856) — weitere Mitteilungen habe ich in der Literatur nicht gefunden — befaßt sich Lespès auch näher mit dem Nervensystem der Larven. »Les ganglions cérébroïdes seuls offrent une certaine différence qui provient de l'abscence des yeux; toutefois le nerf optique existe, au moins dans la partie qui touche au ganglion.« An anderer Stelle, beim »système nerveux« der Nymphen kommt er nochmals auf die optischen Nerven der Larven zu sprechen, »dont l'extrémité n'arrive

Textfig. 53.

*Termes dives* Hag. Längsschnitt durch das distale Opticusende einer Larve. Oc. 1, Ap.

pas à la surface de la tête«. Seine Angaben lassen sich mit meinen Resultaten nicht vereinen. Es war mir möglich, auf Frontalschnitten durch den Kopf der Larve von *Termes dives* Hag. einen Nervus opticus nachzuweisen, der sich vom Gehirn nach vorn bis zur Hypodermis erstreckt. Auch bei *Forficula* konstatierte Heymons (1895), daß der Opticus weder centrifugal noch centripetal auswächst, sondern Gehirn und Augenplatte von Anfang an verbunden sind. Auf dem in Textfig. 52 zur Darstellung gekommenen Schnitt, der die tat-

sächlichen Verhältnisse wiedergibt, ist demzufolge nur ein Stück des Sehnerven getroffen, und so wird es verständlich, daß Lespès ganz andre Ergebnisse erhält. Mit Hilfe von Serienschnitten läßt sich jedoch der Nervenstrang bis zur Hypodermis verfolgen. An der Ansatzstelle (s. Fig. 53) treten in der sonst einschichtigen Hypodermis mehrere Kernlagen auf. Äußerlich ist an der schneeweißen Larve keine Spur von Facettenaugen zu entdecken. Am proximalen Ende des optischen Nerven konnte ein kleines Ganglion nachgewiesen werden. Die Larven der Termiten zeigen, was Augenanlage und Opticus betrifft, also keine von den Soldaten und Arbeitern abweichenden Bauverhältnisse. Die Augenentwicklung der letzteren hat eben, wie ich schon mehrmals betont habe, auf diesem Stadium Halt gemacht.

Nymphe, jüngeres Stadium. Das vorliegende Exemplar war ein sehr junges, die Facettenaugen als kleine schwarze Punkte an der hinteren Kante der Fühlergrube eben zu erkennen. Unter der Lupe erscheinen sie als hellbraunes Netzwerk, das sich ohne scharfe Grenze in die schneeweiße Körperbedeckung verliert. Eine Einteilung in regelmäßige Facetten war noch nicht zu erkennen. Das Auge erhebt sich kaum über die umgebende Epidermis.

Auch auf dem Durchschnitt erscheint das Auge ganz flach. Die Cuticula ist über dem Auge nur wenig verdünnt. Die Cornea ist nach außen fast glatt, nach innen springen deutliche Linsen vor. Die Ommata sind sehr kurz und dick; sie ähneln auffallend den gedrungenen Ommatidien im Auge der Soldaten und Arbeiter von *Hodotermes vagans*. Um das Aussehen der Ommen im Imagoauge zu erreichen, müssen sie sich infolgedessen stark strecken. Und zwar geschieht dies allem Anschein nach nur durch Verlängerung des retinalen Abschnittes. Nur die in der Mitte des Auges gelegenen Ommen sind gerade, die übrigen weisen eine dem Augenrande zugekehrte bedeutende Biegung auf.

Der distale Teil des Ommas läuft dem perzipierenden in der Entwicklung voraus. An den Augenkeilen fällt daher der im Vergleich zur Größe des ganzen Ommatidiums ungemein breite und große Kristallkegel auf, dem distal die Semperschen Kerne aufliegen. Er ist aus vier Teilstücken zusammengesetzt und senkt sich zwischen die Sehzellen ein.

Die Retinulazellen sind zwar kreisförmig um einen axialen Strang angeordnet. Ob wir in letzterem aber das Rhabdom oder den sich vielleicht bis zur Basalmembran erstreckenden Kristallkegel zu sehen haben, war nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Leider war ich nicht in der Lage, frisch konserviertes Material zu bearbeiten, sondern mußte

mich mit 1884 von Dr. Grabowsky gesammeltem, für subtile Untersuchungen ungeeignetem Alkoholmaterial begnügen. Die pigmentierte Retinula setzt sich auf Querschnitten aus einer wechselnden Zahl von Sehzellen zusammen. Bald werden fünf, sechs, sieben oder auch acht Zellen bzw. Kerne von einer Ebene getroffen.

Die Facettenaugen sehr jugendlicher Nymphen stimmen demnach in allen wesentlichen Punkten mit dem bei *Hodotermes vagans* geschildertem Bau überein. Durch diese Befunde vor allem wurde ich zu der Überzeugung gedrängt, daß die Augenspuren bei den Arbeitern und Soldaten der Termiten nicht durch Lichtmangel hervorgerufene reduzierte Sehorgane sind, sondern Entwicklungsstadien des Imagoauges.

Daß man in ihnen bisher »reduzierte, verkümmerte« Augen sah, läßt sich entschuldigen. Durch ihre bleiche, gelbliche Färbung, die ihnen den Namen »weiße Ameisen« eingetragen hat, sind die Termiten als Vertreter der Fauna subterranea gekennzeichnet. Pigmentlosigkeit und Durchsichtigkeit eines Tieres sind sichere Merkmale, daß sein Dasein fern vom Licht in nächtlichem Dunkel verläuft. So fehlen den Collembolen, die sich in den Grotten des mährischen Karsts finden, Pigment und Sehorgane. Ebenso ist der in den Höhlengewässern von Indiana hausende blinde Krebs *Cambarus pellucidus* Tellk. durchsichtig wie Wachs. Es lag daher nahe, auch die Augenlosigkeit der Arbeiter und Soldaten der Termiten auf den Einfluß des Lichtmangels, die Folge ihres Lebens in den finsteren Hügeln und Galerien zurückzuführen.

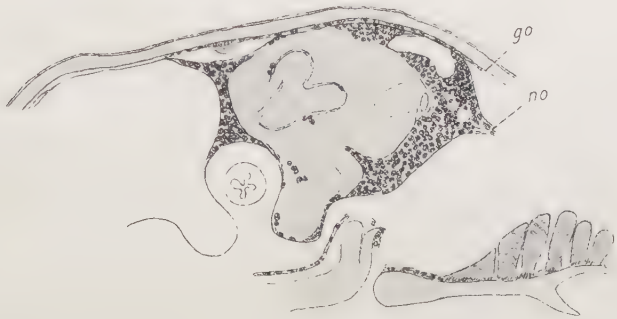
Nymphe, älteres Stadium. Die Untersuchung der älteren Nymphenaugen ergab nichts wesentlich neues. Es kehrten im allgemeinen die bei *Termes cumulans* Koll. geschilderten Verhältnisse wieder. Sie beanspruchen daher keine besondere Beachtung.

Es sei nur hervorgehoben, daß auch bei ihnen sich die Hauptpigmentzellen zwischen Cornea und Sempersche Zellen einschieben. Letztere kommen deshalb, was ich immer wieder betonen möchte, in gewissen larvalen Augenstadien überhaupt nicht mit der Cornea in Berührung. Wir haben in ihnen, und das gilt nicht nur für die Termiten, sondern für alle Insekten, auf keinen Fall die Corneaproduzenten zu erblicken. Nach dem gegenwärtigen Stand unsrer Erfahrungen sind vielmehr die sogenannten Hauptpigmentzellen die eigentlichen corneagenen Zellen.

Bezüglich der Hauptpigmentzellen der Insekten dürfte es nunmehr wohl keinem Zweifel unterliegen, daß wir in ihnen nicht nur die Homologa, sondern auch die Analoga der Corneagenzellen der Crustaceen zu sehen haben.

*Termes lucifugus* Rossi.

Arbeiter. Lespès (1856) bezeichnet den Arbeiterkopf dieser einzigen in Europa und zwar in den Mittelmeerländern vorkommenden Termitenart als »arrondie, parfaitement lisse, et sans trace d'yeux«, während die Augen der Geflügelten (Individus parfaits de la première forme) »se




Textfig. 54.

Querschnitt durch das Gehirn eines Arbeiters vom *Termes lucifugus* Rossi. Oc. 1, Obj. A.

Textfig. 55.

*Termes lucifugus* Rossi. Querschnitt durch das Gehirn und die Augenanlage (*a*) eines Arbeiters. Oc. 1, Obj. A.

présentent sous la forme de deux demi-sphères noires, composées chacune d'une trentaine de facettes«. Auch auf Schnitten hat er Augenspuren nicht beobachtet. »Des ganglions cérébroïdes prennent naissance les nerfs antennaux seuls«. Da seine Angaben meinen bisherigen Beobachtungen vollständig widersprechen, habe ich sie einer Revision unterzogen, zumal mir frisches, gut konserviertes Material zur Verfügung stand.

Wie zu erwarten, läßt sich bei einiger Aufmerksamkeit sehr wohl beim Arbeiter von *Termes lucifugus* Rossi (*Leucotermes lucifugus* Fab.) die Existenz optischer Nerven nachweisen (s. Textfig. 54 *no*). Sie sind nur sehr fein, so daß sie, wie ich aus eigener Erfahrung bezeugen kann, nur zu leicht übersehen werden können. Der Sehnerv verläuft vom Gehirn bis zu einer linsenförmigen Verdickung der Hypodermis (s. Textfig. 55 *a*), einer typischen Augenanlage. Die Behauptung Escherichs (1909), daß die Termitinae sich von den Calotermitinae durch die »absolute Augenlosigkeit der Soldaten und Arbeiter« unterscheiden, bedarf daher auf Grund des vorliegenden Tatsachenmaterials der Korrektur.

Textfig. 56.
Distales Opticusende und Augenanlage von *Termes lucifugus*. Arbeiter im Längsschnitt.

Die linsenförmige Augenanlage (s. Textfig. 56) stimmt ganz mit dem embryonalen Stadium der Facettenaugen überein, das Carrière in seinen »Kurzen Mitteilungen aus fortgesetzten Untersuchungen über die Sehorgane« (1886) beschreibt. »Hat die Augenanlage eine gewisse Ausdehnung erreicht, so beginnt die Umbildung der Epithelzellen in Ommatidien auf die bekannte Weise, und zwar von dem Centrum der Anlage nach der Peripherie fortschreitend, so daß in dem nun linsenförmigen Organ in der Mitte zwei, am Rande eine Schicht von Kernen in allmählichem Übergange sichtbar sind.«

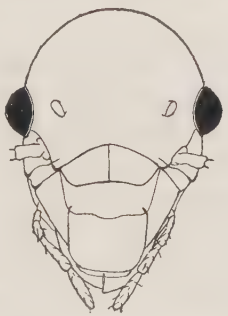
Die Kerne der an der Bildung dieser Zellgruppe teilnehmenden Hypodermiszellen sind bedeutend größer als die des einschichtigen Epithels. Die zweischichtige Cuticula ist über dieser Stelle verdünnt, aber nur die mächtige Dermis wird davon betroffen, die Epidermis zieht in gleicher Stärke über die Augenanlage hinweg. Distal bildet der optische Nerv eine breite Endplatte, in der zahlreiche Kerne auftreten. Endplatte und Augenanlage heben sich deutlich als zwei durch die Basalmembran getrennte differente Schichten voneinander ab. Am

proximalen Ende des Opticus sind mehrere Ganglien nachweisbar; bei der Kleinheit der Verhältnisse kann ich ihre genaue Zahl nicht sicher angeben.

*Termes bellicosus* Smeathm.

Königin: Das von mir untersuchte Exemplar war eine stark angeschwollene, schon ältere Königin dieser afrikanischen, pilzzüchtenden Termitenart.

Unter der Lupe betrachtet, machen selbst bei stärkster Vergrößerung die vorspringenden, schwarzpigmentierten Facettenaugen (Textfig. 57), sowie die beiden seitwärts gerichteten Ocellen einen durchaus normalen Eindruck. Aber schon eine flüchtige Untersuchung der Schnitte durch das Auge (Taf. IV, Fig. 6) läßt erkennen, daß wir es hier mit vollständig degenerierten Sehorganen zu tun haben.



Textfig. 57.
Kopf der Königin von *Termes bellicosus* Sm.

Zwar zeigen die nach außen schwach, nach innen halbkugelig gewölbten Corneafacetten ein völlig unverändertes Aussehen. Sie bestehen aus zwei deutlich von einander getrennten Lamellen, einer dünnen, homogenen, hellen Außenlage und einer dickeren, quergestreiften intensiv gefärbten Innenschicht. Das eigentliche Auge jedoch ist, wie aus einem Vergleich mit dem Facettenauge des geflügelten Geschlechtstieres von *Termes dives* Hag. (Taf. IV, Fig. 5) hervorgeht, vollkommen reduziert. Weder auf Querschnitten, noch auf Längsschnitten läßt sich eine Zusammensetzung aus Ommatidien konstatieren. Kristallkegel und Rhabdome sind nicht mehr vorhanden. Das einst funktionsfähige, gut ausgebildete Komplexauge ist zu einer ungeordneten, zur Lichtperzeption völlig untauglichen Gewebsmasse degeneriert. Zellgrenzen sind kaum wahrzunehmen, die Kerne liegen regellos verstreut und tragen gleichfalls größtenteils Spuren des Verfalls.

Auffällig ist die starke Verkürzung der Ommatidienschicht. Durch das Schwinden von Rhabdomen und Kristallkegeln ist sie zusammengefallen und nur etwa halb so lang wie im normalen Auge. Sie füllt daher die durch Cornea und Ringleiste gebildete Augenhöhle, auch wenn man die durch die Konservierung bewirkte Schrumpfung in Anrechnung bringt, bei weitem nicht mehr aus. Zwischen ihr und der Cornea bleibt immer noch ein ansehnlicher freier Raum.

Durch die Anordnung des Pigments wird eine deutliche Zweischichtigkeit des Auges hervorgerufen. Die Hauptmasse des äußerst resistenten, dunklen Pigments liegt distal und läßt an der Außenseite konkave durch die innere Wölbung der Facetten bedingte Ausschnitte erkennen. Auf diese Schicht folgt proximal bis zur Basalmembran eine helle Zone, in der nur hier und da Pigmentanhäufungen auftreten. Auch hinter der Basalmembran findet sich Pigment. Es umhüllt aber nicht wie sonst die aus dem Auge ausstrahlenden Nervenfasern, sondern wird nur stellenweise in größeren Mengen angetroffen.

Wie das Facettenauge ist der gesamte ganglionäre Apparat stark rückgebildet. Vom eigentlichen Gehirn, das ebenfalls weitgehende Veränderungen erlitten hat, zieht sich ein fast gleichmäßig dicker Strang zum Auge hin, an dem sich noch Spuren der optischen Ganglien nachweisen lassen (Taf. IV, Fig. 6 *go*).

Im wesentlichen stimmen also meine Befunde mit Holmgrens Angaben über die reduzierten Facettenaugen der entflügelten Geschlechtstiere überein. Seiner Ansicht über die Faktoren, die diese plötzliche Rückbildung der Augen auslösen sollen, kann ich mich jedoch nicht anschließen.

Holmgren führt die merkwürdige Verkümmerung der Sehorgane auf den durch das Leben in der dunklen Königszelle bedingten Nichtgebrauch zurück. »Durch den Übergang von einer freien Lebensweise zu dem Aufenthalt in der Finsternis des königlichen Zimmers werden die Facettenaugen ganz überflüssig. Es ist deshalb zu erwarten, daß sie degenerieren sollen.« Er behauptet später nochmals, »daß der Zutritt oder die Ausstängung des Lichtes als greifbare Primärursache aufzufassen sind. Dazu kommt als zweite Reduktionsursache der Nichtgebrauch der Augen bei den alten Geschlechtsindividuen.«

Diese Erklärung kann ich nicht gelten lassen. Lichtmangel und Nichtgebrauch, mögen sie auch sonst noch so sehr von Einfluß auf die Sehorgane sein, können keinesfalls den Anstoß zu dieser ungewöhnlich schnell verlaufenden Augendegeneration geben. Dauernde Dunkelheit prägt erst im Laufe vieler Generationen dem Auge ihren Stempel auf, wie wir es an den verschiedensten Vertretern der Fauna subterranea beobachten können. Wird ferner das Leben in der Finsternis regelmäßig unterbrochen, kommen z. B. Tiefseecrustaceen auch nur in irgendeinem Stadium der Entwicklung mit dem Licht in Berührung, so lassen sich bei den geschlechtsreifen Individuen, die dauernd dem Einfluß des Lichtes entzogen sind, Veränderungen am Auge nicht wahrnehmen. Warum bleiben bei den Termitenkönigen und -königinnen die Fa-

cettenaugen, wenn auch funktionslos, nicht funktionsfähig, wie bei Coleopteren, die, obgleich sie in Höhlen und Grotten ein lichtloses Dasein führen, trotzalledem noch völlig intakte Facettenaugen besitzen?

Schließlich wäre es auch höchst sonderbar, da doch die Facettenaugen erst in der Dunkelheit der Termitenhügel nach und nach entstanden sind, daß eben diese Dunkelheit auf einmal sofortiges Schwinden der Augen herbeiführen sollte. Warum tritt dann bei den geflügelten Geschlechtstieren, die aus diesem oder jenem Grunde am Schwärmen verhindert werden und erst im folgenden Jahr das heimatliche Nest verlassen, also monatelang dem Einfluß des Lichtmangels ausgesetzt sind, dieser Verfall nicht ein, während sich bei den entflügelten schon wenige Tage nach dem Schwärmen am Auge deutliche Spuren beginnender Reduktion zeigen? Die Ursache hiervon muß eine ganz andre sein.

Bekanntlich schwillt bei den Termitenköniginnen infolge der mächtigen Entwicklung der Ovarien der Hinterleib so enorm an, daß sie fast bewegungslos werden und von den Soldaten und Arbeitern beschützt, gefüttert und versorgt werden müssen. Sie führen — wie auch die Könige — gewissermaßen ein Schmarotzerleben. Man könnte vermuten, daß dies den Anstoß zur Degeneration der Augen gibt, da allgemein bei parasitisch lebenden Insekten, die der Sorge um Nahrung und Brut enthoben sind, Reduktion der Sinnesorgane eintritt.

So sieht Holmgren (1909) in der veränderten Lebensweise die Ursache der Umwandlung des gesamten Centralnervensystems, die bei den älteren Individuen neben der Verkümmerung der Augen und Sehganglien einhergeht und sie neben der Flügellosigkeit von den jungen, ausschwärmenden Imagines unterscheidet. Diese sich gleichfalls schnell abspielenden Veränderungen am Syncerebrum sind, wie er sagt, eine Folge davon, daß »ihre Fähigkeiten als selbständige Personen degeneriert werden«.

Erstens steht auch dieser Erklärung der schnelle Verlauf der Reduktion entgegen. Und dann vor allem dürfte der Verfall nicht schon zur Zeit der Koloniegründung stattfinden, wie es aber tatsächlich der Fall ist, wo doch an die Sinne der Geschlechtstiere besondere Anforderungen gestellt werden. Sie haben das Nest zu bauen, Pilzgärten anzulegen und Arbeiter und Soldaten aufzuziehen usw. Ganz abgesehen davon, daß es unverständlich bliebe, warum diese Veränderungen nicht schon bei den Geflügelten auftreten, die im Mutternest gepflegt und gefüttert werden und sich nie um die Brut kümmern.

Immerhin könnte man den Anlaß zu diesen merkwürdigen Reduktionserscheinungen in einer Veränderung der Lebensweise suchen, denn, wie aus dem eben Gesagten hervorgeht, nehmen die das Nest verlassenden Geschlechtstiere plötzlich ganz andre Gewohnheiten an. Es könnte vielleicht das »Schwärmen« als solches diese merkwürdige Änderung der Instinkte und die Umwandlung von Gehirn und Augen hervorrufen.

Vergegenwärtigen wir uns kurz die Vorgänge vor und nach dem Schwärmen.

Haben mit der letzten Häutung Flügel und Facettenaugen ihre definitive Ausbildung erlangt, so verlassen die nunmehr völlig ausgewachsenen Individuen, die »Geflügelten«, wie sie genannt werden, den heimatlichen Hügel zu einer Zeit, wo die Luft mit Feuchtigkeit gesättigt ist, die für ihren weichhäutigen Körper tötliche Trockenheit, die sie zu dem hypogäen Leben gezwungen hat, also aufgehoben ist, und schwärmen — meist während oder kurz nach einem Regen. Nur wenige Augenblicke dauert der langsame, schwerfällige Flug, bald fallen sie wieder zu Boden und werfen sofort die Flügel ab. Der positive Phototropismus schlägt in einen negativen um, während sie erst dem Licht zustreben, verkriechen sie sich jetzt unter Rinde, unter Steine, in die Erde usw. und bereits nach wenigen Tagen zeigen Gehirn und Facettenaugen Veränderungen. Außerdem ändern sich nach dem Schwärmen plötzlich die Instinkte. Die Entflügelten, die sich als geflügelte Geschlechtstiere nie mit Nestbau, Pilzzucht, Brutpflege und Verteidigung abgegeben haben, befassen sich auf einmal mit all den Arbeiten, die sie bisher den flügellosen Arbeitern und Soldaten überließen, und die deren eigentliche Funktionen sind.

Man könnte, wie gesagt, leicht auf die Vermutung kommen, daß dieser Wechsel der Instinkte und die Veränderungen im Bau des Gehirns und der Augen durch das »Schwärmen« ausgelöst werden. Denn auch bei den Ameisen, mit denen die Termiten in ihrem sozialen Leben überraschende Analogien zeigen, scheint das Schwärmen den Anstoß zu einer Änderung des Phototropismus und der Instinkte zu geben.

Loeb (1890) fand, daß die Weibchen von *Lasius niger* L. vor und nach dem Hochzeitsflug auf Licht so gut wie gar nicht reagieren, zur Zeit des Hochzeitsfluges aber ausgesprochen positiv heliotropisch sind. »Gleich nach der Begattung tritt eine andre Form der Reizbarkeit mehr hervor, welche die Ameise zwingt, sich zwischen Ritzen einzudrängen (ein neues »Nest« zu gründen). Der Zusammenhang zwischen Sexualität und Heliotropismus geht nun ferner daraus hervor, daß zur Zeit

des Hochzeitsfluges bei den Arbeiterinnen kein Heliotropismus nachweisbar war.«

Die Begattung, die bei den Ameisen meist während des Fluges vollzogen wird, zum mindesten vor dem Abwerfen der Flügel, soweit diese natürlich vorhanden sind, kann bei den Termiten nicht Ursache der Wandlung der Instinkte und der an Facettenaugen und Gehirn auftretenden Veränderung sein, da die Kopula bei ihnen nicht beim Schwärmen erfolgt, sondern erst später, wenn Gehirn und Sehorgane schon rückgebildet sind. Übrigens ruft sie auch bei den Ameisen den Wechsel von Instinkten und Phototropismus nicht hervor.

Es scheint demnach das Schwärmen als solches bei Termiten wie Ameisen diese Wandlungen zu verursachen. Dies ist jedoch nicht der Fall.

Wheeler (1906) stellte mit *Formica difficilis* Emery var. *consocians* Wheeler und andren Versuche über Koloniegründung auch mit geschlechtsreifen, unbefruchteten Weibchen an, denen er die Flügel exstirpiert hatte. Er erhielt hierbei das überraschende Ergebnis, »that mere artificial deälation at once produces an interesting change in the instincts of the female. She becomes forth with negatively phototropic ... She behaves as if she had been fertilized, and, instead of resting or moving indolently about the nest, seems to have suddenly awakened to an appreciation of the serious tasks of her existence as the mother of a future colony«.

Wir haben mithin im Abwerfen der Flügel die eigentliche Ursache des Wechsels von Instinkt und Phototropismus sowie der an Gehirn und Facettenaugen eintretenden Reduktionserscheinungen zu suchen.

Es erhebt sich natürlich nun die Frage, wie dieser Reiz ausgelöst wird, ob auf nervösem Wege oder durch irgend welche chemische Vorgänge. Dies zu entscheiden, ist jedoch nicht Aufgabe meiner Untersuchungen. Nur soviel sei angedeutet, daß meiner Ansicht nach der Verfall der Facettenaugen erst sekundär auf der Rückbildung der Sehganglien beruht. Nach den Versuchen über die Regeneration total und teilweise abgeschnittener Crustaceenaugen von Steele und vor allem Herbst (1899 u. 1910) ist »die Entstehung neuer Augen von einem formativen Reiz abhängig, der von den Augenganglien auf die anliegenden Partien der Hypodermis ausgeübt wird«. Er hält auf Grund seiner Ergebnisse eine Kausalbeziehung zwischen den nervösen Centralorganen und den Facettenaugen für wahrscheinlich. Da außerdem

Parker, Bethe und Herbst fanden, daß der Nervus opticus nicht nur aus photorezeptorischen Fasern besteht — auch nach Joseph (1876) ist er kein eigenartiger sensorischer Nerv in der strengen Bedeutung, wie er bei den Wirbeltieren erscheint — liegt es nahe, anzunehmen, daß die Verkümmerung der optischen Ganglien bei den Termitenkönigen und -königinnen einen deformativen Reiz auf die Sehorgane ausübt und die Histolyse der Facettenaugen hervorruft.

Ehe ich mich weiteren Termiten zuwende, möchte ich nur nochmals auf die interessante Tatsache hingewiesen haben, daß bei den Termiten nach dem Abwerfen der Flügel neben Veränderungen am Oberschlundganglion und den Augen ein gründlicher Wechsel der Instinkte beobachtet wird. Es werden durch die Entfernung der Flügel latente Instinkte in ihnen wachgerufen, die sie zwingen, die Funktionen der flügellosen, blinden Arbeiter und Soldaten zu übernehmen. »Die zunehmende Physogastrie veranlaßt aber, daß diese Instinkte wenigstens praktisch verloren gehen« (Holmgren 1906). Anderseits sind die eigentlichen Instinkte der Geschlechtstiere, die bei der Fortpflanzung d. h. Begattung und Eiablage eine Rolle spielen, latent in den Arbeitern und Soldaten vorhanden, wie aus dem Verhalten neotenischer Geschlechtsindividuen einwandfrei hervorgeht. Eine scharfe Grenze zwischen den Instinkten der verschiedenen Kasten besteht nicht. Komplizierter Vererbungstheorien zur Abänderung der Instinkte bei sterilen Formen wie der Keimplasmatheorie Weismanns bedarf es hier nicht. Auf diese hinsichtlich der Termitenpsyche und Kastendifferenzierung höchst beachtenswerten Verhältnisse, auf die bei den Ameisen schon Wheeler (1906) aufmerksam gemacht hat, kann ich hier gleichfalls nicht näher eingehen, da es den Rahmen dieser Arbeit überschreiten würde.

## Biologischer Teil.

### Licht- und Facettenauge.

In erster Linie ist es das Licht, mit dessen Dasein und Fehlen auch das Dasein und Fehlen der Facettenaugen — der Sehorgane überhaupt — aufs innigste zusammenfällt. Unter Sehorganen verstehen wir ja Rezeptionsorgane für Lichtreize; im Lichte entstanden haben sie nur Zweck im Licht. Wechselt daher ein Tier aus diesem oder jenem Grunde seine Lebensweise, wird aus einem Taginsekt ein Nachtinsekt, so sehen wir, wie Hand in Hand damit Veränderungen im Bau der Facettenaugen einhergehen. Ist die Dunkelheit keine vollständige, d. h. haben

wir Formen vor uns, deren Leben sich in der Dämmerung oder im Halbdunkel von Grotten und Höhleneingängen abspielt, so sucht sich das Auge den neuen Verhältnissen möglichst anzupassen. Die lichteinlassenden Corneaoberflächen werden größer und stärker gewölbt, um die wenigen Lichtstrahlen auffangen zu können, aus einem Appositionsauge wird ein lichtstärkeres Superpositionsauge wie bei den nachts fliegenden Schmetterlingen, kurz das Komplexauge nimmt eine Ausbildung an, die auch eine Orientierung im neuen Milieu gestattet. Ist das Dunkel aber ein absolutes wie bei Formen, die zeitlebens in der Erde wühlen, ohne je mit dem Tageslicht in Berührung zu kommen, oder in unterirdischen lichtlosen Räumen hausen, dauernd dem Einfluß der Sonnenstrahlen entzogen, so kann von einer weiteren Anpassung der Sehorgane selbstverständlich nicht mehr die Rede sein, sie werden funktionslos und erleiden Rückbildungen wie andre Organe, die außer Gebrauch gesetzt werden.

Bei den echten Vertretern der Fauna subterranea beobachten wir daher, wie die Facettenaugen mehr und mehr verkümmern, sie werden kleiner und kleiner, bestehen nur noch aus wenig Augenkeilen, und auch diese zeigen Spuren der Degeneration. Hat der Aufenthalt im Finstern Generationen hindurch gedauert, so finden wir schließlich äußerlich nichts von Sehorganen mehr, wo wir bei den nächstverwandten epigäen Formen normal ausgebildete, oft hoch angepaßte Facettenaugen antreffen. Infolge des dauernden Lichtmangels können durch den fortwährenden Nichtgebrauch selbst Sehnerv und Ganglion opticum völlig schwinden.

Dies ist der Fall bei dem in den Höhlen Krains lebenden Laufkäfer *Trechus* (*Anophthalmus*) *bilimeki* Sturm, der, wie schon der Name sagt, durch den Einfluß dauernden Dunkels das Augenlicht völlig verloren hat. Auch viele der ebenfalls mit Facettenaugen ausgestatteten Crustaceen haben sich dem Höhlenleben angepaßt, und auch sie sind oft blind oder nahezu blind. So ist, um aus der Fülle der Beispiele nur einige herauszugreifen, *Troglocaris schmidti* Dorm., eine Garneele der unterirdischen Gewässer des Karsts, augenlos. Der Gammaride *Niphargus puteanus* C. L. Koch fehlen die Augen gleichfalls. Auch zahlreiche Ameisengäste, wie z. B. *Claviger testaceus* Preyssl. und *Platyarthrus Hoffmannseggii* Brdt., ein myrmecophiler Isopod, haben — eine Folge ihres hypogäen Lebens — keine Augen mehr.

Bisweilen finden wir bei nahen Verwandten die feinsten Übergänge von vollkommenen Facettenaugen zu solchen, bei denen durch Nichtgebrauch dioptrische und perzipierende Elemente vollständig ver-

loren gegangen sind, so bei den Aselliden unter den Edriophthalmen oder Ringelkrebsen.

Die in Bächen und Tümpeln häufig anzutreffende gemeine Wasserassel (*Asellus aquaticus* L.) hat schwarz pigmentierte normal entwickelte Augen, bei Formen, die Schleusen und dergleichen Örtlichkeiten bevölkern, beobachten wir schon Anzeichen von Verkümmerung, bei den Asseln der Katakomben von Paris sind nach Viré (1897) die Augen nur noch durch kleine helle Pigmentflecke angedeutet und bei den Mitgliedern der echten Höhlenfauna endlich, wie z. B. der Grottenassel (*Asellus cavaticus* Schdte.) ist äußerlich keine Spur dieser Sinnesorgane mehr vorhanden.

In der Tiefsee ,wo die Crustaceen ähnlichen Bedingungen unterworfen sind wie im Dunkel der Höhlengewässer, treten die gleichen Erscheinungen auf. Wenn nicht durch Leuchtorgane der Mangel an Licht aufgehoben oder dadurch doch wenigstens die Sehorgane nicht völlig überflüssig geworden sind, stoßen wir hier ebenfalls auf bald stärker, bald schwächer degenerierte Augen. So haben nach Doflein (1903) Tiefseekrabben, die während ihrer ganzen Entwicklung von keinem Lichtstrahl getroffen werden, verkümmerte Sehorgane. Wo aber Leuchtorgane auftreten, da finden wir auch in Tiefen, in die nie ein Sonnenstrahl gelangt, wohlausgebildete, der Lebensweise der Tiere aufs genaueste angepaßte Facettenaugen, wie sie z. B. durch Chun (1893) von den Tiefseeschizopoden bekannt geworden sind.

Auch von den Orthopteren gilt, »daß Arten, deren Lebensbedingungen sich im Laufe der Zeiten verändert haben, so daß der Besitz von Augen keinen besonderen Wert mehr für sie hat, sie verloren oder doch auf einen unscheinbaren Rest zurückgebildet haben« (Weismann, 1895).

Unsere Schaben, ängstliche, erst am Abend auf Nahrung ausgehende Tiere, haben, wie die nächtlichen Forficuliden, noch große, aus breiten Facetten zusammengesetzte Augen, bei der zu den Ectobiinen gehörigen Höhlenform *Nocticola* jedoch sind lichtperzipierende Organe, da wertlos, nicht mehr vorhanden. Auch bei den saltatoren Gradflüglern können wir den innigen Zusammenhang von Licht und Facettenauge beobachten. Heuschrecken, die im Zwielicht von Grotten und in ähnlichen halbdunklen Verstecken angetroffen werden, wie *Troglophilus cavicola* Koll. und *Diestrammena marmorata* de Haan, besitzen vollkommene, wenn auch durch Anpassung an das Dämmerlicht im Bau von denen ihrer oberirdischen Verwandten etwas abweichende Facettenaugen. Formen aber, die ihr ganzes Leben im Finstern zubringen, wie

die in der Mammuthöhle Nordamerikas heimische *Raphidophora cavicola* sind blind. Ebenso hat bei der in Ameisenkolonien lebenden Grille *Myrmecophila acervorum* Panz. das Fehlen des Tageslichtes zur Rückbildung der Augen geführt. Während wir bei der nahestehenden an Waldrändern unter abgefallenem Laub, Reisig und Moos lebenden *Nemobius sylvestris* F. funktionsfähige gewölbte Facettenaugen antreffen, sind bei der Ameisengrille nur kleine, flache, kaum sichtbare Pigmentflecke zu finden, die wie Schimmer (1909) gezeigt hat, nur aus wenigen Augenkeilen bestehen, welche noch dazu durch die Rückbildung des lichtbrechenden Apparates deutlich beweisen, daß wir es hier mit funktionslos gewordenen Sehorganen zu tun haben.

### Geruchsorgan und Facettenauge.

Ein zweiter für die Ausbildung der Facettenaugen sehr wichtiger Faktor, der häufig bei den Untersuchungen über ihre Gestaltung und Funktion nicht genügend Beachtung findet, ist die Korrelation zwischen Seh- und Geruchsorgan.

Auf Schritt und Tritt drängt sich uns der innigste Zusammenhang von Facettenaugen und Antennen, dieser beiden mit eigenen ganglionären Anschwellungen versehenen Hauptsinnesorgane der Arthropoden auf. Merkwürdigerweise sind Augen und Fühler nie gleich vollkommen, »das scheint in einem Organismus nicht erreichbar zu sein« (Hesse, 1910), sondern stets geht neben Vergrößerung und Verfeinerung der einen Verkleinerung und Verkümmerung der andern einher. Nur gleichzeitiges Studium beider läßt uns daher über ihre Entwicklung und biologische Bedeutung zu vollem Verständnis gelangen.

Mit Bestimmtheit kann man behaupten, daß, wo lange oder wenigstens reich mit Sinneshaaren besetzte Antennen vorliegen, die Augen nur schwach ausgebildet sind und von Differenzierungen in Doppelaugen nicht die Rede sein kann, umgekehrt aber bei vorzüglichen, leistungsfähigen Facettenaugen die Perzeptionsorgane für den Geruch nur eine sehr untergeordnete Rolle im Leben des Tieres spielen und daher wenig entwickelt sind.

Bei den blinden oder nur mit rudimentären Augen ausgestatteten höhlenbewohnenden Gliederfüßlern tritt uns diese Korrelation am auffälligsten und überzeugendsten entgegen. Durch Schwinden der Facettenaugen würden sie einer Waffe im Kampf ums Dasein verlustig gehen und den andern Tieren gegenüber im Nachteil sein, wenn nicht durch Vermehrung und Verfeinerung der Riech- und Tastorgane, deren Hauptträger bekanntlich die Fühler sind, dieser Mangel behoben würde.

Die augenlose Höhlengarneele *Troglocaris schmidti* Dorm. zeigt einen viel komplizierteren Bau der Fühler und Scheren als ihre Verwandte *Crangon vulgaris F.*, die augenbegabte gemeine Garneele der europäischen Meere. Auch bei den subterranen Crustaceen Neuseelands werden nach Chilton (1894) die fehlenden Facettenaugen durch verbesserte Riechorgane ersetzt. Degeneration der Sehorgane bei den Tiefseekrebsen ist gleichfalls mit quantitativer und qualitativer Zunahme der Sinneshärchen verbunden. Ebenso hängt nach Chun (1893) die mächtige Entwicklung des Spürapparates bei *Stylocheiron mastigophorum* und *St. chelifer* mit der Verringerung der Leuchtorgane zusammen. *Troglophilus cavicola* Koll. und *Diestrammena marmorata* de Haan haben im Gegensatz zu andern Locustiden facettenarme Komplexaugen, dafür aber den Körper sehr weit überragende, äußerst bewegliche Antennen.

Die Ameisengäste bekommen ebenfalls bei Rückbildung und Verlust der Augen — die Folge des lichtlosen Aufenthaltsorts — veränderte, leistungsfähigere Geruchsorgane. So sagt J. P. Müller (1818) über den Mangel der Augen bei *Claviger testaceus* Preyssl., einem myrmecophilen Käfer, »eine weise Natureinrichtung kann sie diesen stets im Dunkel lebenden, das Licht des Tages vielleicht nie erblickenden Geschöpfen als überflüssig versagt und ihnen dagegen in ihren auf ganz eigene Weise gebauten starken Fühlern einen desto geschärfteren Geruch- und Gefühlsinn, der jenen des Gesichts hinlänglich bei ihnen ersetzt, gegeben haben«. Auch bei der Ameisengrille (*Myrmecophila acervorum* Panz.) tritt für das durch Verkümmerung der Augen verloren gegangene Sehvermögen eine stärkere Entwicklung der Fühler ein, wie ein Vergleich mit der freilebenden, ansehnliche normale Facettenaugen besitzenden *Nemobius sylvestris F.* lehrt.

Aber nicht nur diese extremen Fälle, schon ein flüchtiger Blick auf die verschiedenen Insektenordnungen läßt die gegenseitige Abhängigkeit von Geruchs- und Sehorgan klar zutage treten. Um nur einige Beispiele anzuführen, die Gattung *Formica* gehört nach Forel (1910) »zu denjenigen Ameisen, die sich des bestentwickelten Gesichtssinnes erfreuen, und die sich bei ihren Expeditionen, vor allem auf diesen Sinn verlassen«, sie haben aber auch einen relativ wenig entwickelten Geruchssinn. Bei den Arbeitern der Termiten geht der geringeren Ausbildung der Facettenaugen eine größere Entwicklung des chemischen Sinnes parallel. Die Deuterocerebralganglien, von denen aus die Antennen innerviert werden, sind wie Holmgren (1909) angibt, »verhältnismäßig größer und enthalten auch eine absolut bedeutend größere Zahl Ganglienzellen als bei den Geschlechtsindividuen«.

Stets sind Insekten mit kurzen, unansehnlichen Fühlern im Besitz mächtiger, vorzüglicher Augen. Wo aber der Geruch die führende Rolle übernommen hat, sind die Augen klein und unscheinbar, das Sehvermögen stark vermindert.

Sehr deutlich tritt die Wechselbeziehung zwischen Facettenaugen und Antennen bei Formen auf, die Differenzierungen der Sehorgane aufweisen und beim Nahrungserwerb und Aufsuchen des andern Geschlechts ausschließlich von diesem Sinn geleitet werden. Hat als Anpassung hieran eine Teilung der Augen stattgefunden, so finden wir die Fühler auf einen ganz minimalen Rest zurückgebildet. Die Odonaten haben in ihren gewaltigen, auf dem Scheitel häufig zusammenstoßenden Netzaugen Facetten und Ommatidien von verschiedener Größe. Sie werden dadurch für das Bewegungssehen geeigneter, denn in raschem Flug fangen die räuberischen Libellen ihre Beute, und während des Fluges wird die Begattung vollzogen. Neben diesen großen, fast den ganzen Kopf einnehmenden Augen treten die winzigen, borstenförmigen, noch dazu unbeweglichen Antennen ganz zurück. Auch bei den Ephemeriden, die eine Teilung des Auges in Turban- und Seitenauge aufweisen, sind die Fühler nur klein und unansehnlich. Bei den durch geteilte Komplexaugen ausgezeichneten Dipteren finden sich gleichfalls nur schwach entwickelte, mit bloßem Auge kaum sichtbare Fühler, ebenso bei den Wasserwanzen, bei denen Bedaus Untersuchungen (1911) differenzierte Netzaugen ergaben.

Der Zusammenhang von Facettenaugen und Antennen läßt sich noch weiter verfolgen. Bekanntlich unterscheiden sich viele Insektenmännchen von den Weibchen durch größere, andersgestaltete Fühler oder Augen, da sie als der meist aktive Teil zum Aufsuchen des andern Geschlechts besserer Sinne bedürfen. Wo wir nun einen sexuellen Unterschied im Bau der Geruchs- und Tastorgane beobachten, läßt sich ein geschlechtlicher Unterschied im Bau der Augen nicht konstatieren und umgekehrt. Fliegen, Libellen, Ephemeriden usw., bei denen der Gesichtssinn die führende Rolle im Leben spielt, bei den »Augentieren«, wie sie Forel (1910) bezeichnet, sind bei gleichen rückgebildeten Riechorganen die Augen der Männchen meist noch etwas umfangreicher und daher funktionsfähiger als die der Weibchen. So stoßen bei den Eintagsfliegen und Odonaten die Augen der Männchen oben auf dem Kopfe zusammen, während sie beim Weibchen noch durch einen Zwischenraum getrennt bleiben. Bei den Dipteren kommen Doppelaugen als biologische Anpassung und als Sexualcharakter nur den Brachyceren zu, nicht den langfühlerigen

Nematoceren. Bei den Culiciden, Chironomiden, Tipuliden und Cecidomyiden sind die Fühler geschlechtlich differenziert. Sind dagegen wie bei vielen Hymenopteren, Lepidopteren und Coleopteren die Fühler der beiden Geschlechter verschieden, bei den Männchen besonders kompliziert gebaut und reicher mit Geruchsorganen ausgestattet, dann treffen wir sicher bei Männchen und Weibchen auf gleich große und auch im feineren Bau übereinstimmende Facettenaugen. Es sind »Antennentiere«, die mit Hilfe des Geruchs ihre Nahrung und die Weibchen auffinden, bei denen sich dieser Sinn im Gegensatz zum Gesichtssinn als der plastischere erweist und sich den jeweiligen Bedürfnissen seines Trägers anpaßt.

Wie bei den Insekten sind natürlich auch bei den Crustaceen — einige Beispiele wurden schon genannt — unansehnliche Facettenaugen mit feinem Spürvermögen verknüpft und umgekehrt. Ein in doppelter Hinsicht interessantes Beispiel bietet sich uns in *Phronima sedentaria* Forsk., einem Amphipoden des Mittelmeeres, und soll daher nicht unerwähnt bleiben. Infolge der enormen Entwicklung der lichtperzipierenden Organe — beide Geschlechter besitzen typische im Scheitel zusammentreffende Doppelaugen — sind die beiden Antennenpaare des Weibchens ganz kurz und stark verkümmert. Beim Männchen jedoch haben sie sich, da eine stärkere Ausbildung der Sehorgane nicht Platz greifen konnte, auf einer höheren Stufe der Ausbildung erhalten, um ihm das Aufsuchen der Weibchen zu erleichtern.

Wie wenig oft diese innige Korrelation zwischen den beiden Hauptsinnesorganen beachtet wird, ersieht man z. B. daraus, daß Johnas (1911) in seiner Arbeit über die Facettenaugen der Schmetterlinge, die Differenzierung in ein Doppelauge, die reelle Folge biologischer Anpassung »seltsamerweise« vermißt. Geteilte Augen finden sich, wie allgemein bekannt sein dürfte, nur bei räuberischen oder sich in der Luft begattenden Formen, die Lepidopteren dürften aber wohl kaum einem andern Tier etwas zuleide tun, und zweitens wird durch die schon äußerlich leicht erkennbare Verschiedenheit der Fühlerentwicklung bei Männchen und Weibchen und mannigfach auftretende Duftorgane klar und deutlich dokumentiert, daß diese Insekten beim Aufsuchen des andern Geschlechts hauptsächlich vom Geruch geleitet werden, ein Suchen nach »Doppelaugen« und sexuellem Dimorphismus der Sehorgane infolgedessen ein vergebliches Unternehmen sein wird.

Auch Geyer (1912) hält daher bei seinen Untersuchungen über das Facettenauge der Hymenopteren umsonst nach typischen zweigeteilten Augen Ausschau. Denn schon mit bloßem Auge sichtbare

Differenzen im Bau der männlichen und weiblichen Fühler oder zum mindesten viel zahlreichere antennale Hautsinnesorgane im männlichen Geschlecht lassen vermuten, daß sich hier gleichfalls das Männchen zum Aufsuchen der Weibchen seiner Fühler bedient. Ferner lassen sich bekanntlich die Wespen bei der Nahrungssuche hauptsächlich vom Geruch leiten, und auch bei den Ichneumoniden dürfte wohl für das Auffinden ihrer oft sehr seltenen und tief im Holz lebenden Wirtstiere nur ein guter Geruchsinn in Frage kommen. Auch von den Ameisen ist erwiesen, daß Geruch- und Tastsinn sehr fein entwickelt sind, wogegen das Sehvermögen fast ganz zurücktritt. Schon aus der verschiedenen Größe der einzelnen Gehirnabschnitte geht dies hervor. Fühlernerv und Riechlappen haben im Gegensatz zum Nervus opticus und den Sehganglien eine viel mächtigere Ausbildung erreicht. Umgekehrt finden wir bei Dipteren und Odonaten die Augenganglien stark angeschwollen, die Riechlappen dagegen klein und unansehnlich.

Auch bei den meist von vegetabilischer Kost lebenden Orthopteren erweisen sich die Organe des chemischen und mechanischen Sinnes für die Nahrungssuche und zur Witterung der Weibchen von größerer biologischer Bedeutung als die Facettenaugen. Mannigfache Experimente von Graber und Nagel (1894) haben gezeigt, daß bei ihnen das Geruchsvermögen sehr stark entwickelt, oft über den ganzen Körper verbreitet ist. Unsre Küchenschabe, *Stylopyga orientalis L.*, der man den Kopf weggeschnitten hatte, reagierte noch deutlich auf Gerüche. Die langen, behaarten Reifen der Maulwurfsgrille sind ebenfalls, wie Versuche lehrten, für chemische Reize mehr oder minder empfindlich. Auch in den Kaudalanhängen des Heimchens, *Gryllus domesticus L.*, wurden zahlreiche geruchperzipierende Sinnesorgane gefunden. Wenn ihre Versuche auch vielleicht nicht ganz einwandfrei sein mögen, soviel dürfte sicher sein, daß bei den Geradflüglern den Augen nur eine untergeordnete Rolle zukommt.

Sehen wir von den Grylliden ab, so sind nur von den Mantiden, den Gottesanbeterinnen, differenzierte Netzaugen bekannt geworden. Es sind gefräßige, tagsüber auf der Jagd nach andern Kerbtieren befindliche Insekten. Durch schnellen Schlag ihrer Raubbeine fangen sie ihre Beute, müssen also befähigt sein, den Abstand von dem sich in ihrer gefährlichen Nähe niederlassenden Opfer richtig abzuschätzen. Demzufolge lassen sich am Auge große und kleine Facetten unterscheiden. Die mikroskopische Untersuchung lehrt ferner, daß das Auge aus Ommatidien von verschiedener Länge zusammengesetzt ist, die aber kontinuierlich ineinander übergehen. Zur Ausbildung typischer Doppel-

augen kommt es nicht. Sie besitzen auch noch wohlentwickelte, beim Männchen noch dazu stärkere Antennen. Bei *Polyspilota aeruginosa* G. var. *pustulata* Stoll., einer Fangheuschrecke Deutsch-Ostafrikas, fand ich z. B. die Fühler des Männchens doppelt so stark als beim Weibchen und mindestens ebenso lang, obgleich letzteres bedeutend größer ist. Eine Zwiegestalt der Geschlechter hinsichtlich der Netzaugen kommt somit in Wegfall.

Auch sonst ist bei den Orthopteren eine sexuelle Verschiedenheit in der Ausbildung der Facettenaugen bei beiden Geschlechtern, da überflüssig, nicht vorhanden. Schon aus der verschiedenen Gestaltung der Fühler bei Männchen und Weibchen läßt sich dies schließen. Nur dem Männchen eigene gekämmte Fühler bei gewissen Phasmiden, bei *Myrmecophila ochracea* Fisch., einer in Ameisenkolonien hausenden Grille, längere und reicher mit Sinnesorganen besetzte Fühler bei den Männchen der Psociden, Embiiden, Schaben und Heuschrecken — so werden bei *Tryxalis*, einem Acridier, beim Männchen 2000, beim Weibchen dagegen nur 1300 antennale Riechgruben gezählt — die Selbstverstümmelung der Fühler bei den Termiten nach dem Bau der Hochzeitskammer, bei einigen Arten wie Blattiden, Forficuliden und Phasmiden nur in einem Geschlecht auftretende Duftdrüsen, dies alles weist klar darauf hin, daß auch bei ihnen beim Aufspüren des andern Geschlechts der Geruch die Führung übernimmt.

Außerdem spielt bei den Geradflüglern der gut entwickelte Gehörsinn eine wichtige Rolle im Geschlechtsleben. Acridier, Locustiden und Grylliden sind, wie bekannt, am ausgeprägtesten von allen Insekten mit Stridulationsapparaten ausgestattet. Aus weiter Entfernung vermögen die Männchen durch ihr lautes Geigen die Weibchen zur Begattung anzulocken. Sie haben also nicht nötig, sie aufzusuchen, wenn auch nicht außer acht zu lassen ist, daß das Zirpen vielleicht mehr zur Erregung der Weibchen dient, denn sonst würde es doch wohl nicht gerade beim Anblick eines Weibchens besonders schrill und schmetternd, wie man leicht beobachten kann. Es würde dann mehr zu dem gaukelnden Flug liebesbedürftiger Faltermännchen, den Liebestänzen mancher Spinnen, dem Betrillern des Kopfes der Weibchen mit den Fühlern und ähnlichen Erscheinungen zu rechnen sein, die das Weibchen erregen und der Begattung zugänglich machen sollen. Auch das Männchen der Küchenschabe soll Töne produzieren, ebenso *Troctes pulsatorius*.

Aus alledem geht hervor, daß wir es bei den Gradflüglern mit typischen »Augentieren« nicht zu tun haben. Ich war demnach von

vornherein überzeugt, daß ich bei ihnen auf eigentliche Doppelaugen als Folge biologischer Anpassung nicht stoßen würde. Doch läßt natürlich auch bei den Orthopteren, wie bei den Hexapoden überhaupt, Bau und Größe der Facettenaugen, wenn auch oft nur in negativer Hinsicht, auf die Lebensweise seines Trägers einen Schluß zu. So sagt Escherich (1906) von den Formiciden »Die absolute und relative Größe der Augen kann uns also sehr wohl Anhaltspunkte für die Biologie der betreffenden Ameisen geben«. Es bot daher — abgesehen von interessanten histologischen Ergebnissen — die Untersuchung der Facettenaugen der hemimetabolen Insekten von diesem Gesichtspunkte aus Anregung genug.

## Bewegung und Facettenauge.

Außer dem Licht und der Entwicklung des Tast- und Geruchsinnes ist es die Bewegungsweise des Tieres, die zumeist in der Art der Nahrung und ihres Erwerbes begründet liegt, welche gestaltend auf die Facettenaugen einwirkt. »Für die Beurteilung der Leistungen, die dem Sehorgan obliegen, ist es nicht unwichtig, daß die beweglicheren Tiere innerhalb eines Verwandtschaftskreises meist auch die am höchsten ausgebildeten Augen haben« (Hesse 1910). Ob ein Insekt rasch von Ort zu Ort eilt und blitzschnell seine Beute oder das Weibchen erhascht oder wie viele Pflanzenfresser sich langsam und träge fortbewegt, spiegelt sich gleichfalls im Bau der Augen wieder. Je größer die Schnelligkeit, umso riesiger, umso schärfer sind die Facettenaugen. So kann es uns nicht wundernehmen, daß gerade die Flieger unter den Insekten die am stärksten gewölbten, vorzüglichsten, aus Tausenden von Einzelfacetten zusammengesetzten Augen besitzen. Zahl der Ommatidien und Sehschärfe müssen ja nach der Theorie des musivischen Sehens parallel gehen. Daher kommt es auch außer bei räuberischen fliegenden Formen oder sich hoch in der Luft begattenden Insekten nur noch bei den Wasserwanzen, ebenfalls typischen Räubern, die, wie z. B. *Notonecta glauca L.* mit kräftigen Stößen durch das Wasser schießen, zur Ausbildung von Doppelaugen. Und auch bei den Crustaceen, deren Schwimmbewegung nach Notthaft (1886) »dem Fluge der Luftbewohner an Schnelligkeit hinreichend vergleichbar erscheint«, ist wiederum nur bei den rasch beweglichen, pelagisch lebenden Räubern eine Teilung des Auges eingetreten, nie aber bei Krustern, die auf dem Boden der Gewässer langsam ihrer aus Aas oder Vegetabilien bestehenden Nahrung nachgehen. Andrerseits finden wir — abgesehen von der Fauna subterranea — die stärkste Reduktion der Augen bei parasitisch lebenden

Insekten, die infolge der Leichtigkeit ihres Nahrungserwerbes usw. die Fähigkeit aktiver Ortsveränderung fast völlig eingebüßt haben.

Daß beim Laufen und der damit verbundenen geringeren Schnelligkeit die Zahl der Augenkeile abnimmt, zeigt ein Vergleich flugfähiger Insekten mit nichtfliegenden verwandten Formen. Stets ist bei letzteren die Zahl der Ommatidien bedeutend geringer. Aus der Menge der Beispiele seien nur einige wenige genannt.

*Puliciphora lucifera*, eine sich von Aas nährende Fliege des Bismarck-Archipels, unterscheidet sich nach Dahl (1897) von fast allen übrigen Phoriden durch den vollständigen Mangel der Flügel und Halteren und stark reduzierte Augen. Auch die flügellosen Dipteren der Kerguelen haben eine viel kleinere Facettenzahl als ihre geflügelten Verwandten. Die Käfergattung *Ptinella* Motsch tritt in zwei Formen auf, einer mit Augen versehenen, geflügelten und einer flügellosen, blinden. Das Männchen von *Lampyris* hat große, stark genäherte Facettenaugen, das flügellose Weibchen viel kleinere. Die Käfergattung *Rhipidius* Thunberg hat im männlichen Geschlecht auf dem Scheitel und auf der Unterseite des Kopfes zusammenstoßende Augen, bei dem Weibchen sind sie ganz winzig, letzterem fehlen aber auch die Flügel. Beim fliegenden Sandlaufkäfer wurden 3150, bei *Harpalus*, einem gleichgroßen Laufkäfer, der die Flugfähigkeit vollständig verloren hat, nur 700 Facettenglieder gezählt. Bei den Strepsipteren wie *Xenos rossii* Kirby ist das flugfähige Männchen durch große halbkugelige Facettenaugen ausgezeichnet, das in Hymenopteren schmarotzende, flügel- und beinlose, madenähnliche Weibchen dagegen ist blind. Ebenso liegen die Verhältnisse bei den Embiiden. »Die Netzaugen sind bei den geflügelten Männchen meist groß, öfters stark gewölbt und nierenförmig, mit großen convexen Facetten, bei den ungeflügelten Arten, sowie bei den Weibchen und Larven sind sie dagegen klein, flach, von mehr elliptischer Form, nur schwach nierenförmig, Facetten kleiner und flacher als beim geflügelten Männchen« (Krauss 1911). Die Arbeiterinnen unsrer einzigen Diebsameise *Solenopsis fugax* Latr. haben nur 6 bis 9 Ommen, die zugehörigen Männchen und Weibchen, bei denen die Begattung während des Hochzeitsfluges erfolgt, dagegen 400, bzw. 200. Bei *Eciton*-Arten, bei denen eine Kopulation in der Luft nicht stattfinden kann, da nur die Männchen im Besitz von Flügeln sind, weisen letztere stattliche Augen auf, die flügellosen Weibchen und die Arbeiterinnen sind aber blind. *Formica pratensis* Geer. besitzt im männlichen Geschlecht ungefähr 1200, im weiblichen 830 Augenkeile, bei den Arbeiterinnen setzen aber nur 600 Facetten das Auge zusammen. Immer-

hin im Vergleich zu den Arbeiterinnen andrer Ameisenarten eine verhältnismäßig stattliche Zahl. Sie sind aber auch viel lebhafter als diese. Die Bewegungsweise einer nahezu oder ganz blinden *Eciton*, »die sich durch fortwährendes Abtasten des Bodens dirigiert«, unterscheidet sich nach den Beobachtungen Forels (1910) auffällig »von der Art, wie die amerikanische Species der Gattung *Pseudomyrma* mit ihren großen Augen in kurzen raschen Anläufen und mit den exaktesten Bewegungen auf den Bäumen hin und herschießen, wobei sie sich mehr mittels der Augen, denn mittels ihrer Antennen dirigieren«. Sonst sind im allgemeinen für laufende Insekten die Netzaugen von geringer Bedeutung und Geruchs- und Tastorgane übernehmen meist die Führung. Ameisen mit lackierten Augen benehmen sich kaum anders wie gewöhnlich, auch die blinden Troglobien beweisen, daß zur Bewegung am Boden die Facettenaugen nicht unumgänglich nötig sind.

Anders bei der Bewegung in der Luft — hierzu sind die Facettenaugen unbedingt erforderlich. Der Geruch kann nur das Ziel — Nahrung, Weibchen oder Nest — bestimmen, die Facettenaugen dagegen sind es, wie aus eingehenden Beobachtungen, dem Verhalten geblendeter Tiere und der enormen Entwicklung der Augen gerade bei Lufttieren hervorgeht, »welche sowohl Fliegen als auch Schmetterlinge, Maikäfer, Libellen, Hummeln und Wespen bei ihrem Flug leiten. Damit allein erkennen sie die Gegenstände und ihren Weg in der Luft« (Forel 1910). Deshalb finden wir auch bei den schnellfliegenden Saturniiden neben einem hochentwickelten Geruchsinn im Vergleich zu andern ebenfalls nächtlich lebenden laufenden Insekten so scharfe, für das Sehen in der Dämmerung besonders geeignete Superpositionsaugen. Andrerseits müssen sich fliegende Insekten mit lichtschwachen Appositionsaugen wie die Bienen beeilen, noch vor einbrechender Dunkelheit den Stock zu erreichen. Überrascht sie die Dämmerung während des Fluges, so können sie sich nicht mehr orientieren und fallen total hilflos zu Boden. Aus dem gleichen Grunde rühren sich Libellen und Tagschmetterlinge nachts nicht von der Stelle.

Auch für die Bewegung in der Luft gilt, worauf schon Johannes Müller hingewiesen hat, daß die stärkere oder geringere Entwicklung des Flugvermögens in direktem Verhältnis zur Zahl der Augenkeile steht. Der gleichen Ansicht ist Notthaft (1886), »während andrerseits unter den Insekten im ausgebildeten Zustand nur diejenigen zur Flugbewegung gänzlich unfähigen Arten auch der Facettenaugen ermangeln, weiterhin die mit geringem Flugvermögen begabten verhältnismäßig kleine, grob angelegte Augen mit vergleichsweise unbedeutender

Facettenzahl aufweisen, hingegen die raschesten, gewandtesten und ausdauernder Flugbewegung fähigen, die am feinsten ausgebildeten und größten oft geradezu überraschend umfangreichen Facettenaugen besitzen, wie die Libellen, die Bremsen, die Schwärmer unter den Schmetterlingen u. a.«

Wir brauchen nur Männchen und Weibchen derselben Art miteinander zu vergleichen, um uns von der Wahrheit dieser Worte zu überzeugen.

Da das Weibchen infolge der Belastung des Abdomens durch die gewaltige Entwicklung der Ovarien meist in der Bewegung gehemmt wird, ist sein Flug schwerfälliger als der des leichteren, eleganteren Männchens. Das männliche Keimmaterial beansprucht nicht viel Raum. Wir finden daher bei vielen Dipteren, Ameisen, Apiden, Psociden, Embiiden u. a. bei den Weibchen flachere und facettenärmere Augen als bei den Männchen. Nicht etwa weil, wie unter anderm Tümpel (1901) meint, »die Männchen zum Aufsuchen der Weibchen zum Sehen besonders befähigt sein müssen«, dazu dient ihnen der verfeinerte Spürapparat. Die verschiedene Ausbildung der Facettenaugen hat seinen Grund nur in der leichteren Beweglichkeit, die stets mit einer höheren Entwicklung der Sinne verbunden ist. Größere Augen bei Drohne und Ameisenmännchen sind nicht etwa auf sexuelle Zuchtwahl zurückzuführen, sondern finden ihre Erklärung einzig und allein in der schnelleren, ungehinderten Bewegung. Am auffälligsten werden die Größenunterschiede der Augen von Männchen und Weibchen, wenn letztere infolge der übermäßigen Belastung mit Geschlechtsprodukten sich nicht mehr vom Boden erheben können, das Flugvermögen einbüßen und infolge des Nichtgebrauchs der Flügel verlustig gehen.

Von der innigen Beziehung, die zwischen Flug und Facettenauge herrscht, können wir uns auch bei den Termiten überzeugen. Hier sind gleichfalls nur die geflügelten Geschlechtstiere im Besitz von Facettenaugen, die flügellosen Soldaten und Arbeiter dagegen durchweg blind. Erst mit der letzten Häutung sind Flügel und Facettenaugen fertig. Dann schwärmen die Geflügelten, nach kurzem Flug suchen sie den Boden wieder auf, werfen die Flügel ab und — die Augen degenerieren. Nur für den kurzen Flug werden die Augen also angelegt, dann haben sie wie die Flügel ihre Schuldigkeit getan und werden dem Verfall preisgegeben. Einen schlagenderen Beweis, daß die Facettenaugen für das Leben in der Luft unbedingt nötig sind, kann es wohl kaum geben.

Es stellte sich sogar bei meinen Untersuchungen heraus, daß nicht

nur Flug und Ausbildung der Facettenaugen aufs innigste zusammenfallen, sondern daß wir zwischen Flugorganen und Facettenaugen eine gesetzmäßige Korrelation annehmen müssen. Hierdurch werden uns manche bisher völlig rätselhafte Erscheinungen erklärlich.

Facettenaugenlose Insekten sind stets flügellos, lassen nicht einmal Spuren von Flugorganen erkennen. Geflügelte Insekten dagegen sind ausnahmslos im Besitz von Facettenaugen. Treten Flügelanlagen auf, so erscheinen mindestens gleichzeitig Anlagen von Facettenaugen. Werden andrerseits die Flügel infolge des Nichtgebrauchs rudimentär, so nehmen auch die Facettenaugen nach und nach auffällig an Größe ab. Endlich können Facettenaugen, selbst unter Verhältnissen, wo sie völlig funktionslos geworden sind, nicht völlig schwinden, wenn die Flugwerkzeuge sich als sehr resistent erweisen und nicht gleichzeitig mit verkümmern. Hingegen müssen wieder die Flügel, auch wenn sie dem Insekt noch von Vorteil sein könnten, vollkommen degenerieren, wenn das Tier die Facettenaugen ganz zurückbildet.

Näher auf eine Erklärung dieser Verhältnisse einzugehen, verbietet sich bei dem Thema meiner Arbeit von selbst, nur will ich auf die bestehende Tatsache hingewiesen haben.

Wir brauchen nur einen flüchtigen Blick auf die verschiedenen Insektengruppen zu werfen, um uns von der Wahrheit des eben Gesagten zu überzeugen.

Der blinde *Hemimerus talpoides* Walk., *Myrmecophila acervorum* Panz., die augenlosen Soldaten, Arbeiter und Larven der Termiten, die blinden Arbeiterinnen und Weibchen der Ameisen, die Mallophagen mit ihren rudimentären Augen, die Siphunculaten, deren Netzauge auf ein Ommatidium reduziert ist, die Pupiparen, Nycteribiiden, Brauliden und Siphonapteren zeigen, soweit ihnen Netzaugen fehlen, keine Spur von Flügeln. Auch die Larven der Schmetterlinge, Käfer, Blattwespen usw., die nur Ocellen besitzen, bei keiner von ihnen stoßen wir weder auf Flügel, noch Flügelanlagen. Wohl aber bei manchen Larven hemimetaboler Insekten, diese besitzen aber auch Facettenaugen wie die Imagines.

Bei den Coleopteren handelt es sich natürlich nur um die innervierten häutigen Hinterflügel, die allein zum Fliegen dienen, auch sie fehlen den blinden Formen. So läßt bei *Claviger testaceus* Preyssl. schon der Mangel der Schulterbeule auf das Fehlen der Hinterflügel schließen. *Trechus* (*Anophthalmus*) *bilimeki* Sturm ist flügellos, desgleichen der

ebenfalls in den unterirdischen Grotten Krains hausende *Leptoderus* und *Lathrobium coecum*.

Erinnert sei auch an die augenlosen Weibchen vieler Insekten wie Embiiden, Strepsipteren, Psychiden, Blattläuse u. a., die im Gegensatz zu den augenbegabten zugehörigen Männchen durchweg der Flügel entbehren. Kurzum, Insekten ohne Facettenaugen sind ausnahmslos ungeflügelt.

Dagegen dürfte sich wohl kein geflügeltes Insekt finden, das Facettenaugen vermissen läßt, sollten auch nur spurenhafte Anlagen von Flügeln vorhanden sein. Die Nymphen der Termiten unterscheiden sich von den Larven durch den Besitz von Flügelanlagen und Facettenaugen. Verliert ein Termitenstaat König oder Königin, so können auch Arbeiter und Arbeiterlarven zum Ersatz herangezogen werden. Diese Ersatzgeschlechtstiere sog. »ergatoiden Individuen« zeichnen sich von den gewöhnlichen Arbeitern durch Flügelstummel und Augenanlagen aus. Treten bei der Arbeiterform dieser oder jener höheren Termite Flügelrudimente auf, so treffen wir sicher auch Augen an wie z. B. bei *Calotermes flavicollis* Fabr.

Einer Vergrößerung der Flugorgane geht stets eine stärkere Ausbildung der Sehorgane parallel, je mehr die Flügel entwickelt sind, dementsprechend sind auch die Facettenaugen größer und stärker gewölbt. Auf der andern Seite geht Hand in Hand mit der Verkümmerung der Flugorgane eine Verkleinerung der Facettenaugen. Ich erinnere nochmals an die verschiedene Ausbildung der Augen bei Männchen und Weibchen derselben Art, an gewisse Spinner und Spanner wie *Orgyia antiqua* L., bei denen die Facettenaugen der nur mit Flügelstummeln ausgerüsteten Weibchen bedeutend kleiner sind als die der zugehörigen Männchen. Schon Brunner von Wattenwyl (1908) beobachtete bei der Insektenfamilie der Phasmiden, daß mit schrittweiser Rückbildung der Hinterflügel die Facettenaugen kleiner und flacher werden. Miß Holliday beschreibt von der Ameise *Leptothorax emersoni* Wheeler 11 sogen. ergatogyne Zwischenformen, die einen vollständigen Übergang vom Weibchen zum Arbeiter darstellen, wo gleichfalls neben einem Kleinerwerden der Flügel und Flügelanlagen eine Reduktion der Facettenaugen einhergeht.

In den unterirdischen Grotten und Höhlen des mährischen Karsts finden sich neben augenlosen Käfern, die Folge dauernden Lichtmangels wie wir sahen, merkwürdigerweise auch solche, die obgleich echte und alte Höhlenbewohner, wie z. B. die Männchen der Gattung *Machaerites* u. a. trotz des Lebens in diesen lichtlosen Räumen, wenn auch etwas

kleinere, immerhin noch völlig intakte, funktionsfähige Augen besitzen. Die Erklärung Loebs (1890) »es entwickeln sich also auch im ‚Dunkeln' bei männlichen Tieren leichter Augen als bei Weibchen« darf ich wohl übergehen. Hamann »Europäische Höhlenfauna« (1896) kann sich diese Verschiedenheit in der Entwicklung der Facettenaugen nur so erklären, daß die Dunkelheit in den Höhlen keine absolute ist, sondern nur eine relative, daß »die Dicke der Wandungen, der Decken in vielen Höhlen, so in der Adelsberger Grotte, relativ nicht groß ist, so daß wirksame Lichtstrahlen, die unserem Auge nicht wahrnehmbar sind, hindurchdringen können«. Er selbst muß diese Ansicht als »abenteuerlich« bezeichnen. Trotzdem wird es ihm nur so verständlich, daß diese Käfer mit Augen versehen sind, »wenn sie nicht bei der Lebensweise, beim Nahrungserwerb Vorteile davon haben sollten. Nur für den Fall, daß ein Tier seine Nahrung mit Hilfe der übrigen Sinnesorgane, ohne Gebrauch der Augen, in gleicher Weise wie mit deren Gebrauch finden kann, würde meines Erachtens ein Grund für Rückbildung vorliegen, d. h. nicht die Finsternis an sich würde die erste Ursache zur Rückbildung der Sehorgane sein, sondern die Existenzbedingungen würden vielmehr eine Rückbildung zulassen, wenn die Lebensfähigkeit der Art nicht darunter leidet, also in letzter Hinsicht uns unbekannte, im Tiere liegende innere Faktoren«.

Ganz abgesehen davon, daß in diesen absolut dunklen Räumen die Augen völlig funktionslos sind, von irgendwelchem Sehen nicht die Rede sein kann oder von irgendwelchem Nutzen, den sie den Tieren beim Aufsuchen ihrer Nahrung oder der Weibchen bringen, wird die Untätigkeit, Wertlosigkeit der Facettenaugen noch einwandfrei dadurch dokumentiert, daß diese mit Augen versehenen Troglobien genau wie die andern blinden hypogäen Formen, mit denen sie zusammenleben, Verlängerung der Gliedmaßen, ein besser entwickeltes Geruchsvermögen, kurz alle die Charaktere besitzen, die wir sonst nur bei den augenlosen echten Vertretern der Fauna subterranea als Ersatz für das verloren gegangene Sehvermögen beobachten. Warum aber bilden dann diese Käfer nicht auch wie die andern Höhlenbewohner die Facettenaugen, da überflüssig, zurück? Warum finden wir dies rätselhafte Verhalten gerade nur bei den Käfern, die noch im Besitz von Flügeln sind? Denn abgesehen von dem Vorhandensein von Facettenaugen und Flügeln stimmen die Männchen von Machaerites in Größe, Körperform usw. mit den Weibchen vollkommen überein. Auch bei den Käfergattungen *Lathrobium* und *Ptinella*, die in zwei Formen, einer flügellosen und einer geflügelten, auftreten, fehlen nur der flügellosen

hypogäen Form Facettenaugen, die geflügelte besitzt selbst in den dunkelsten Höhlen wohlausgebildete Facettenaugen.

Höchst merkwürdig ist es doch auch, daß bei eintretender Reduktion der Facettenaugen bis zum völligen Schwunde auch gleichzeitig die Flügel rudimentär werden und verloren gehen. Ein Grund hierfür liegt nicht immer vor. Warum hat z. B. die blinde Heuschrecke der Mammuthöhle *Raphidophora cavicola* außer dem Sehvermögen auch die Flügel eingebüßt, während nahverwandte Locustiden der Oberwelt beides besitzen. Man sollte doch gerade meinen, wo die Männchen der Laubheuschrecken die Weibchen durch Töne, die sie durch Aneinanderreiben der Oberflügel erzeugen, zur Begattung anlocken, daß diese Zirporgane in der Dunkelheit der Höhlen nicht nur beibehalten, sondern mitsamt dem Gehör verfeinert und verschärft würden, aber gerade das Gegenteil tritt ein.

Alle diese rätselhaften Erscheinungen werden uns nur verständlich, wenn wir annehmen, daß zwischen Flug- und Sehorgan eine ganz gesetzmäßige Abhängigkeit besteht.

## Schutzfärbung und Facettenauge.

In den »Geradflüglern Mitteleuropas« (1901) gibt Tümpel seiner Verwunderung Ausdruck, daß die Facettenaugen der Feldheuschrecken »obgleich sie Pflanzenfresser sind und daher nicht nötig haben, ihre Beute leicht zu erspähen«, ungewöhnlich groß sind. Auch die stumpfsinnigen, langsam von Blatt zu Blatt kriechenden Phasmiden, die noch dazu meist nur nachts ihrer Nahrung nachgehen, haben, wie z. B. die flügellose *Dixippus morosus* Br., wohlausgebildete Facettenaugen. Von Springen oder gar Fliegen kann bei ihnen nicht die Rede sein, auch nicht von irgendwelcher Brutpflege, denn wo sie gerade gehen und stehen, lassen sie ihre Eier fallen. Wozu bedürfen sie dann gutsehender Augen? Auch dieses und jenes andre Insekt hat merkwürdig große Facettenaugen.

Hier muß außer den bisher genannten die Ausbildung der Netzaugen hauptsächlich beeinflußenden Faktoren noch etwas andres wirksam sein. Und dies haben wir meiner Ansicht nach in der Schutzfärbung und dem eng damit verbundenen Farbwechsel zu suchen, die uns beide ganz besonders auffällig bei den Orthopteren entgegentreten.

Die Stabheuschrecken sind die bekanntesten Vertreter der Arthropoden, von einigen Crustaceen wie *Hippolyte varians* abgesehen, die wie Chamaeleonten, Cephalopoden und Schollen die Fähigkeit besitzen, ihre Färbung wiederholt, und zwar ziemlich schnell zu verändern und dem Ton ihrer jeweiligen Umgebung oft überraschend genau

anzupassen. So nimmt *Dixippus morosus* Br. tagsüber eine helle, je nach der Unterlage grüne oder braune Färbung an, die mit Eintritt der Dämmerung in relativ kurzer Zeit in eine dunkle übergeht, somit das Tier, das nachtsüber frißt, den Blicken der Feinde entzieht. Man sollte vermuten, da bei den Crustaceen z. B. *Hippolyte varians* nach Exstirpation der Augen die chromatische Funktion aufhört, daß auch bei den Insekten hierbei dem Auge eine große Rolle zukommt, daß es den Farbwechsel auslöst. Aber wie eingehende Beobachtungen zumal von Stockard, Schleip u. a. gezeigt haben, ist dies scheinbar doch nicht der Fall. Die Verhältnisse liegen vielmehr ähnlich wie bei den genannten höheren Tieren mit chromatischer Funktion, wo die Pigmente direkt auf die verschiedenen Lichtreize reagieren. Immerhin scheinen die Facettenaugen wenigstens auf die Reaktionsgeschwindigkeit einen gewissen Einfluß haben. Nach Stockard (1908), der mit *Aplopus Mayeri* Versuche anstellte, reagierten geblendete Tiere auf Licht von verschiedener Farbe langsamer als normale. Schleip (1910) konnte zwar bei *Dixippus morosus* Br. einen konstanten Unterschied in der Reaktionsgeschwindigkeit bei normalen und geblendeten Tieren nicht finden, doch hat er seine Untersuchungen über den Einfluß des Nervensystems auf die Farbänderung und die Rolle, die das Auge dabei spielt, noch nicht abgeschlossen. Daß bei der bekannten »Schutzstellung« der Stabheuschrecken, wo der Kopf zwischen die Vorderbeine zu liegen kommt, durch Höhlungen in den Beinen die Facettenaugen am Sehen nicht verhindert werden, scheint mir dafür zu sprechen, daß den Augen beim Farbwechsel doch eine gewisse Bedeutung zuzuschreiben ist. Vielleicht spielen auch die auffälligen karminroten Flecke an der Innenseite dieser Ausbuchtungen, über deren Bedeutung uns sonst jede Vermutung fehlt, eine Rolle dabei.

Klarer wird die Beziehung zwischen Schutzfärbung und Facettenauge bei den Insekten, die nur ein beschränktes Farbänderungsvermögen besitzen, wie bei Locustiden und Acridiern, die nur kurz nach jeder Häutung die Möglichkeit haben, den Farbton ihrer jeweiligen Umgebung anzunehmen.

Verschiedene Laubheuschrecken besitzen diese Fähigkeit, z. B. *Myrmecophana* Brunner, nach Vosseler (1909) »eine der wunderbarsten Fälle der Nachahmung nicht allein unter den Locustodeen, sondern unter den Orthopteren, vielleicht sogar Insekten überhaupt.« Auch Thomas (1892) beobachtete, daß Locustiden, die für gewöhnlich grün, auf verbrannter Heide den Ton dieser annahmen, und zwar behauptet er, daß »The eye produced by reflex action the change in the pigment

cells«. Vor allem aber sind durch Vosseler (1903) von nordafrikanischen Feldheuschrecken zahlreiche Fälle von Anpassung bekannt geworden, die »jeden Zweifel an ihre Zweckmäßigkeit ausschließen, ebenso die Möglichkeit einer andern Deutung«. Auch bei ihnen ist die» sympathische Schutzfärbung keineswegs allgemein gehalten, weder bei der Larve noch bei der Imago, sie muß in Anbetracht der Verschiedenheit eine individuelle sein können und ist es in der Tat«. Sie sind imstande, sich nach jeder Häutung der Struktur und dem Farbton ihrer Umgebung aufs genaueste anzupassen, um ihren Feinden zu entgehen, so daß unter Umständen jedes Individuum eine andre Färbung und Zeichnung tragen kann. Angenommen, daß auch bei ihnen hierbei dem Auge keine besondere Rolle zufällt — Versuche in dieser Hinsicht sind noch nicht angestellt — vielmehr die Haut als »ideale chromophotographische Platte« wirkt, und das Auge wie bei *Aplopus Mayeri* den Farbwechsel nur beschleunigt, so bedürfen diese Insekten, bei denen »aus physiologischen und anatomischen Ursachen beim fertigen Insekt Farbveränderungen, wenn auch nicht ganz ausgeschlossen, so doch jedenfalls nur von untergeordneter Bedeutung sind, und die Funktion der Platte sich auf die Wiedergabe des Tones und der Struktur der Umgebung in der Zeit vom Abwerfen der letzten Larvenhaut bis zum Erhärten der neuen Chitindecke beschränkt«, aus einem ganz andern Grunde scharfer Augen.

Die Tiere müssen nun auch wirklich die Vorteile ausnützen, die ihnen ihre Färbung bietet, die schützende Umgebung muß beibehalten werden, soll die sympathische Färbung nicht gerade das Gegenteil bewirken. In einem andern Milieu würde das Insekt nur um so auffälliger sein und nur zu leicht eine Beute seiner Feinde werden. Verläßt ein Tier aus diesem oder jenem Grunde die deckende Umgebung, so muß es versuchen, möglichst bald wieder sich auf einer solchen niederzulassen. Daß dies in der Tat geschieht, hat Vosseler ebenfalls einwandfrei beobachtet. Er schreibt, »die geringe Größe der tingierten Bodenstücke brachte es mit sich, daß deren Bewohner bei der Flucht vor dem Netz über deren Grenzen hinaus in den hellen Sand flogen. Meine Freude über die soviel vermehrte Sichtbarkeit und erleichterte Möglichkeit des Fanges wurde stets sehr bald gedämpft. So schnell als möglich schwirrten die mit der Umgebung in krasser Disharmonie stehenden Exemplare in die Höhe, um sich wieder auf ihrem alten Plätzchen einzufinden. Zur Bestätigung dieser Beobachtung trieb ich wiederholt die Tiere aus den Bezirken, nach denen sie gefärbt waren, weg, sie kehrten ausnahmslos dorthin zurück. Sie verhalten sich darin anders als die

Bewohner des Sandes, die sich lange nach einer Richtung forttreiben lassen«. Auch die Eigentümlichkeit dieser mimetischen Formen, daß sie bei drohender Gefahr nicht sofort ihr Heil in der Flucht suchen, trotzdem sie gute Flieger und Springer sind, eine Beobachtung, die wir auch bei unsern einheimischen Feld- und Laubheuschrecken machen können, erweckt den Eindruck, »als vertrauten die Tiere dem durch das Maskenkleid bewirkten Schutz bedeutend mehr als ihrem Fluchtvermögen«.

Auch Phasmiden suchen — vom Farbwechsel abgesehen — eine ihnen ähnliche Umgebung auf. Bei der Stabheuschrecke *Aplopus Mayeri*, deren Männchen grün, die Weibchen mehr braun sind, konstatierte Stockard (1908), daß erstere unter den Blättern ihrer Futterpflanze *Suriana maritima* Schutz suchten, letztere dagegen sich am braunen Stamm aufhielten. Ebenso hat *Dixippus morosus* Br. nach Meissner (1909) eine gewisse Neigung auf sympathisch gefärbter Unterlage zu ruhen, und Krause »Über grüne und braune Individuen bei *Mantis religiosa* L.« (1911) beobachtete, daß hier gleichfalls »die meisten Tiere eine ihnen ähnlich gefärbte Unterlage wählen.«

Die passende Umgebung beizubehalten und immer wieder aufzusuchen, dazu bedürfen die Insekten aber guter Augen, ganz gleich, ob ihnen »ein Bewußtsein ihrer Färbung und das Vermögen absichtlich darnach die Umgebung zu wählen, zugeschrieben werden darf«, oder ob der Vorgang ein rein instinktiver, d. h. vom Willen und Bewußtsein des Tieres unabhängiger ist. Im Hinblick auf die Schutzfärbung wird uns die ungewöhnliche Größe der Facettenaugen auch nächtlich lebender, schwerfälliger und pflanzenfressender Insekten verständlich.

Stets finden wir, »daß die Anpassung der Augen an das Bedürfnis der betreffenden Art eine überaus genaue ist« (Weismann), so daß umgekehrt Bau und Größe der Facettenaugen auf die Biologie seines Trägers einen sicheren Schluß zuläßt.

## Schluß.

### Die postembryonale Entwickelung der Facettenaugen bei den Hemimetabolen.

Während die Imagoaugen der hemimetabolen Orthopteren und Termiten im Prinzip die gleiche Ausbildung aufweisen wie die Facettenaugen der holometabolen Insekten, nur insofern ein Unterschied besteht, als bei den Orthopteren noch ungemein häufig eine zweischichtige Retinula auftritt, ein primitiver Charakter wie ein Blick auf die Aptery-

gotenaugen lehrt, stellte es sich im Laufe der Untersuchungen heraus, daß die Facettenaugen der Larven durchaus nicht den Facettenaugen der Imagines gleichzusetzen sind, wie es bisher allgemein geschah. Weder der Bau der einzelnen Facettenglieder, noch ihre Zahl stimmt mit denen im Imagoauge überein, selbst die äußere Form kann verschieden sein, besitzen doch sogar in extremen Fällen die Larven überhaupt noch keine Facettenaugen. Die Entwicklung der Facettenaugen der hemimetabolen Insekten zerfällt vielmehr deutlich in einen embryonalen und postembryonalen Abschnitt, und auf letzteren möchte ich am Schluß noch mit ein paar kurzen Worten eingehen.

Die Zahl der Facetten nimmt von Häutung zu Häutung zu, und diese Vermehrung wird dadurch ermöglicht, daß sich an der Dorsalseite der Facettenaugen wie bei den Crustaceen eine Zuwachszone befindet, von der aus die Vermehrung der Ommen während der Larvalentwicklung vor sich geht. Noch am Imagoauge hebt sie sich von der fertigen Augenpartie ab. Ventral haben wir demnach die ältesten Ommatidien vor uns, dorsal die jüngsten, und so läßt sich an ein und demselben Auge die Bildung des Rhabdoms, des Kristallkegels, die distalwärts fortschreitende Pigmentierung, die entstehende Facettierung der Cornea usw. wenigstens in groben Zügen verfolgen, die sich völlig mit der Genese der Facettenaugen bei den Holometabolen deckt.

Bemerkenswert ist vor allem das Verhalten der Corneagenzellen (Hauptpigmentzellen), die sich auf frühen Larvenstadien zwischen Cornea und Sempersche Zellen einschieben, und das ihrer Kerne, die anfangs noch dicht unter der Cornea gelegen allmählich proximalwärts wandern. Den Grund für dieses auffällige Verhalten haben wir in den während der larvalen Entwicklung stattfindenden Häutungen zu suchen, die uns auch erklären, warum bei den Crustaceen im Gegensatz zu den Insekten die Corneagenzellen zeitlebens zwischen Cornea und Kristallkegel liegen.

Die Crustaceen häuten sich bekanntlich auch nach Erlangung der Geschlechtsreife in bestimmten Zwischenräumen. Bei ihnen müssen daher die corneagenen Zellen immer wieder in Funktion treten, und so wird ihre dauernde distale Lage verständlich.

Die Insekten dagegen häuten sich nur als Larven, nicht als Imagines. Mit der Ausscheidung der imaginalen Cornea haben die corneagenen Zellen ihre Schuldigkeit getan und werden funktionslos. Sie rücken mit ihren Kernen an das proximale Kegelende und umhüllen den Kristallkegel, zumal aber den Übergang von Kegel und Rhabdom mit einem dichten Pigmentmantel. Es vollzieht sich bei diesem

Übergang der Corneagenzellen zu Hauptpigmentzellen kein eigentlicher Funktionswechsel. Alle Elemente des Facettenauges außer den im Wege der axial einfallenden Lichtstrahlen liegenden corneagenen und Semperschen Zellen führen Pigment, das gar nicht in den Zellen selbst seine Entstehung nimmt.

Daß die corneagenen Zellen bei den Insekten sekundär zu Hauptpigmentzellen — besser wäre die von Phillipps (1905) geprägte Bezeichnung »Corneal Pigment Cells« — werden, ist meiner Ansicht nach darin begründet, daß die Insekten infolge der größeren Lichtintensität einer besseren optischen Isolierung der Ommatidien gegen seitlich einfallende Lichtstrahlen bedürfen als die wasserbewohnenden Crustaceen. Die Ommen werden für einen bestimmten Reiz spezialisiert, es entstehen die lichtschwachen Appositionsaugen. Die meisten Krebse dagegen besitzen Superpositionsaugen, mit denen bei Verzicht auf eine scharfe Formrezeption eine rationellere Ausnutzung der Lichtintensität erzielt wird.

Ist aber bei Insekten ein solcher Schutz nicht nötig, sollen vielmehr Lichtstrahlen aus den verschiedensten Richtungen zu den Sehzellen gelangen, so behalten die corneagenen Zellen ihre ursprüngliche Lage bei. Diesen Fall finden wir im Frontauge des Männchens von *Cloëon dipterum* L. vertreten. Mit der niedrigen Stellung der Ephemeriden unter den pterygoten Insekten, wie Hesse meint, hat es absolut nichts zu tun. Alle übrigen Behauptungen über das Vorkommen sogenannter Corneagenzellen im Imagoauge von Insekten beruhen auf falscher Beobachtung und sind von mir bei den betreffenden Insektengruppen zurückgewiesen wurden.

Johansen (1893) sucht die Unabhängigkeit des Auftretens der Facettenaugen bei den Crustaceen und Insekten vor allem durch den Hinweis wahrscheinlich zu machen, »daß bei den Crustaceen meist ein besonderes Zellenlager auftritt, das die Cornealinsen ausscheidet, während bei den Tracheaten etwas derartiges nicht vorzukommen scheint und ein und derselbe Zellenkomplex, die Semperschen Zellen, die Ausscheidung der Cornealinsen und der Kristallkegel besorgt«. Dieser Einwand gegen eine gemeinsame Entstehung der Crustaceen- und Insektenaugen ist auf Grund des vorliegenden Tatsachenmaterials nicht mehr stichhaltig. Die Facettenaugen der branchiaten und tracheaten Arthropoden stimmen auch in diesem Punkte vollkommen überein.

Leipzig, im Januar 1914.

## Literaturverzeichnis.

K. Absolon, Über einige teils neue Collembolen aus den Höhlen Frankreichs und des südlichen Karstes. Zool. Anz. Bd. XXIV. 1901.

E. Berger, Untersuchungen über den Bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. I. 1878.

A. Berlese, Gli Insetti. Mailand 1909.

K. Brunner v. Wattenwyl und J. Redtenbacher, Die Insektenfamilie der Phasmiden. Leipzig 1908.

P. Buffa, Contributo allo studio anatomico della Heliothrips haemorrhoidalis Fabr. Riv. Pat. Veget. Firenze. Jahrg. 7. (Ref.)

E. Bugnion, Le Termite noir de Ceylan, Eutermes monoceros Koen. Ann. Soc. Ent. France. T. LXXVIII. 1909.

E. Bugnion und N. Popoff, Les Calotermes de Ceylan. Mém. Soc. Z. France. Jahrg. 23. (Ref.)

J. Carrière, Die Sehorgane der Tiere. München u. Leipzig 1885.

— Kurze Mitteilungen aus fortgesetzten Untersuchungen über die Sehorgane. Zool. Anz. Bd. IX. 1886.

Ch. Chilton, Subterrean Crustacea of New Zealand, with some general remarks of the fauna of caves and wells. Trans. Linn. Soc. London. Vol. VI. 1894.

C. Chun, Leuchtorgan und Facettenauge. Biol. Centralbl. Bd. XIII. 1893.

— Atlantis. Biblioth. zool. Hft. 19. 1896.

E. Claparède, Zur Morphologie des zusammengesetzten Auges bei den Arthropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. X. 1860.

F. Dahl, Puliciphora, eine neue, flohähnliche Fliegengattung. Zool. Anz. Bd. XX. 1897.

R. Demoll, Über eine lichtzersetzliche Substanz im Facettenauge, sowie über eine Pigmentwanderung im Appositionsauge. Arch. ges. Physiol. Bd. CXXIX. 1909.

— Die Physiologie des Facettenauges. Erg. u. Fortschr. d. Zool. Bd. II. 1910.

— Über die Wanderung des Irispigments im Facettenauge. Zool. Jahrb., Abt. Physiol. Bd. XXX. 1911.

W. Dietrich, Die Facettenaugen der Dipteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCII. 1909.

G. Dimmock, Curious habits of Forficula auricularia. Psyche. Bd. IV. 1884. (Ref.)

F. Doflein, Die Augen der Tiefseekrabben. Biol. Centralbl. Bd. XXIII. 1903. (Ref.)

G. Enderlein, Über die Morphologie und systematische Stellung der Corrodentien. Zool. Anz. Bd. XXVI. 1903.

K. Escherich, Die Ameise. Schilderung ihrer Lebensweise. Braunschweig 1906.

— Die Termiten oder weißen Ameisen. Leipzig 1909.

— Termitenleben auf Ceylon. Jena 1911.

S. Exner, Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten. Leipzig u. Wien 1891.

A. Forel, Das Sinnesleben der Insekten. München 1910.
A. Forel und H. Dufour, Über die Empfindlichkeit der Ameisen für Ultraviolett und Röntgensche Strahlen. Zool. Jahrb., Abt. Syst. Bd. XVII. 1903.
K. v. Frisch, Studien über die Pigmentverschiebung im Facettenauge. Biol. Centralbl. Bd. XXVIII. 1908.
K. Geyer, Beitrag zur Kenntnis der Facettenaugen der Hymenopteren. Zool. Anz. Bd. XXXIX. 1912.
C. Gottsche, Beitrag zur Anatomie und Physiologie des Auges der Krebse und Fliegen. Arch. Anat. Physiol. Jahrg. 1852.
V. Graber, Fundamentalversuche über die Helligkeits- und Farbenempfindlichkeit augenloser und geblendeter Tiere. Sitzb. Akad. Wiss., Wien, math.-naturw. Kl. Bd. LXXXVII. 1883.
B. Grassi und A. Sandias, The constitution and development of the society of termites; Observations on their habits; with appendices on the Parasitic Protozoa of the Termitidae and on the Embiidae. Quart. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. XXXIX. 1896. (Ref.)
H. Grenacher, Zur Morphologie und Physiologie des facettierten Arthropodenauges. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen 1875.
— Untersuchungen über das Arthropodenauge. Beil. klin. Monatsbl. Augenheilk. Jahrg. 15. 1877.
— Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen 1879.
O. Hamann, Europäische Höhlenfauna. Jena 1896. (Ref.)
J. Hansen, Beiträge zur Kenntnis der Insektenfauna von Kamerun. 3. On the structure and habits of Hemimerus talpoides Walk. Entom. Tidskrift. Jahrg. 15. 1894.
C. Herbst, Über die Regeneration von antennenähnlichen Organen an Stelle von Augen. III. Weitere Versuche mit total exstirpierten Augen. IV. Versuche mit teilweise abgeschnittenen Augen. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. IX. 1900.
— Desgl. VI. Die Bewegungsreaktionen, welche durch Reizung der heteromorphen Antennulae ausgelöst werden. Ibid. Bd. XXX. 1910.
R. Hesse, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. Von den Arthropodenaugen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXX. 1901.
— Desgl. VIII. Weitere Tatsachen. Allgemeines. Ibid. Vd. LXXII. 1902.
— Das Sehen der niederen Tiere. Jena 1908.
— Der Tierkörper als selbständiger Organismus. Leipzig. u. Berlin 1910.
R. Heymons, Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung monographisch bearb. Jena 1895.
— Über die Lebensweise von Hemimerus (Orth.). Deutsche Entom. Z. Jahrg. 1911.
N. Holmgren, Über das Verhalten des Chitins und Epithels zu den unterliegenden Gewebearten bei Insekten. Anat. Anz. Bd. XX. 1902.
— Über die morphologische Bedeutung des Chitins bei den Insekten. Ibid. Bd. XXI. 1902.
— Studien über südamerikanische Termiten. Zool. Jahrb., Abt. Syst. Bd. XXIII. 1906.

N. Holmgren, Termitenstudien. I. Anatomische Untersuchungen. Kungl. Sv. Vet. Akad. Handl. Vol. XLIV. 1909.

H. Johansen, Über die Entwicklung des Imagoauges von Vanessa. Zool. Anz. Bd. XV. 1892.

— Die Entwicklung des Imagoauges von Vanessa urticae L. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Bd. VI. 1893.

W. Johnas, Das Facettenauge der Lepidopteren. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XCVII. 1911.

G. Joseph, Über das Zusammentreffen von teilweisem und gänzlichem Lichtmangel mit Lageveränderung, Verkleinerung, Verkümmerung, Vermehrung der Zahl, Verlust und Ersatz der Sehorgane. Entom. Monatsbl. Berlin. Jahrg. 1. 1876.

O. Kirchhoffer, Untersuchungen über die Augen pentamerer Käfer. Arch. Biontol. Bd. II. 1908.

— Die Entwicklung des Komplexauges nebst Ganglion opticum von Dermestes vulpinus F. I. Teil. Die Entwicklung des Komplexauges. Arch. Naturg. Jahrg. 76. Bd. I. Hft. 2. 1910.

W. Kobelt, Die Verbreitung der Tierwelt. Leipzig 1902.

J. Kolazy, Über die Nahrung der Gryllotalpa vulgaris L. Verh. k. k. zool.-bot. Ges. Wien. Bd. XXI. 1871.

H. Krause, Über grüne und braune Individuen bei Mantis religiosa L. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. Bd. VII. 1911.

H. Krauss, Monographie der Embien. Biblioth. zool. Hft. 60. 1911.

W. La Baume, Beobachtungen an lebenden Phasmiden in der Gefangenschaft. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. Bd. IV. 1908.

Ch. Lespès, Recherches sur l'organisation et les mœurs du Termite lucifuge. Ann. Sc. Nat. Zool. T. V. 1856.

F. Leydig, Zum feineren Bau der Arthropoden. Arch. Anat. Phys. Jahrg. 1855.

— Das Auge der Gliedertiere. Tübingen 1864.

E. Link, Über die Stirnaugen der hemimetabolen Insekten. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Bd. XXVII. 1909.

J. Loeb, Der Heliotropismus der Tiere und seine Übereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen. Würzburg 1890.

O. Meissner, Biologische Beobachtungen an der indischen Stabheuschrecke, Dixippus morosus Br. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. Bd. V. 1909.

F. Müller, Beiträge zur Kenntnis der Termiten. I. Die Geschlechtsteile der Soldaten von Calotermes. II. Die Wohnungen unsrer Termiten. III. Die Nymphen mit »kurzen Flügelscheiden« usw. Ein Sultan in seinem Harem. Jenaische Zeit. Bd. VII. 1873.

— Desgl. IV. Die Larven von Calotermes rugosus Hag. Ibid. Bd. IX. (N. F. 2). 1875.

J. Müller, Beiträge zur Naturgeschichte der Gattung Claviger. Germars Mag. d. Entom. Bd. III. 1818.

J. Müller, Fortgesetzte anatomische Untersuchungen über den Bau der Augen bei den Insekten und den Crustaceen. Arch. Anat. Physiol. Jahrg. 1829.

A. Nagel, Vergleichend physiolog. und anatom. Untersuchungen über den Geruch- und Geschmacksinn und ihre Organe. Biblioth. zool. Hft. 18. 1894.

B. Němec, Über einige Arthropoden aus der Umgebung von Triest. Verh. zool.-bot. Ges. Wien. Bd.. XLVII. 1897.

J. Notthaft, Die physiologische Bedeutung des facettierten Insektenauges. Kosmos. Bd. I. 1886.

L. Overzier, Das Auge, seine Morphologie und physiologische Bedeutung in den einzelnen Tierklassen. Gaea. Vol. X. 1874.

A. S. Packard, The cave fauna of North America, with remarks of the anatomy of the brain and origin of blind species. Mem. Nat. Acad. Sc. Washington Vol. IV. 1888.

— A Textbook of Entomology. New York 1903.

W. Patten, Eyes of Molluscs and Arthropods. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Vol. VI. 1886.

N. Petroff, Etwas über die Maulwurfsgrille. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou. Vol. XL. 1867.

E. F. Philipps, Structure and development of the compound eye of the Honey bee. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia. Vol. LVII. 1905.

W. Plotnikow, Über die Häutung und über einige Elemente der Haut bei den Insekten. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. LXXVI. 1904.

H. Przibram, Die Lebensgeschichte der Gottesanbeterinnen (Fang-Heuschrecken). Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. Bd. III. 1907.

B. Rosenstadt, Beiträge zur Kenntnis des Baues der zusammengesetzten Augen bei den Decapoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVII. 1896.

O. Schenk, Die antennalen Hautsinnesorgane einiger Lepidopteren und Hymenopteren mit besonderer Berücksichtigung der sexuellen Unterschiede. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Bd. XVII. 1903.

F. Schimmer, Beitrag zu einer Monographie der Gryllodeengattung Myrmecophila Latr. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCIII. 1909.

W. Schleip, Der Farbwechsel von Dixippus morosus (Phasmidae). Zool. Jahrb., Abt. Physiol. Bd. XXX. 1910.

F. Silvestri, Ergebnisse biologischer Studien an südamerikanischen Termiten. Allg. Z. Entom. Bd. VII. 1902.

R. de Sinéty, Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes. La Cellule. T. XIX. 1901. (Ref.)

Y. Sjöstedt, Monographie der Termiten Afrikas. Kungl. Sv. Vet. Akad. Handl. Vol. XXXIV. 1900.

— Nachtrag hierzu. Ibid. Vol. XXXVIII. 1904.

M. J. Steele, Regeneration in compound eyes of Crustacea. Journ. Exp. Zool. Baltimore. Vol. V. (Ref.)

M. Stefanowska, La disposition histologique du pigment dans les yeux des arthropodes sous l'influence de la lumière et de l'obscurité complète. Rec. Zool. Suisse. T. V. 1892.

Ch. R. Stockard, Habits, reactions and mating instincts of the "walking stick", Aplopus Mayeri. Carnegie Inst. Washington Publ. Nr. 103. 1908. (Ref.)

R. H. Thomas, Protective Mimicry. Nature. Vol. XLVI. 1892.

R. Tümpel, Die Geradflügler Mitteleuropas. Eisenach 1901.

K. W. Verhoeff, Über vergleichende Morphologie des Kopfes niederer Insekten mit besonderer Berücksichtigung der Dermapteren und Thysanuren, nebst biologisch-physiologischen Beiträgen. Nova Acta. Bd. LXXXIV. 1905.

K. W. Verhoeff. Über Dermapteren. VI. Zur Biologie europäischer Ohrwürmer. Biol. Centralblatt. Bd. XXIX. 1909.

A. Viré, Remarques sur les organes des sens du Sphaeromides Raymondi n. s., du Stenasellus Virei n. s., et de quelques asellides. Compt. Rend. T. CXXV. 1897.

J. Vosseler, Körperbedeckung der Insekten. Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg. Jahrg. 50. 1894.

— Beiträge zur Faunistik und Biologie der Orthopteren Algeriens und Tunesiens. II. Teil. Zool. Jahrb., Abt. Syst. Bd. XVII. 1903.

— Einiges über Hemimerus und seine Wirtstiere. Zool. Anz. Bd. XXXI. 1907.

— Die Gattung Myrmecophana Brunner. Zool. Jahrb., Abt. Syst. Bd. XXVII. 1909.

A. Weismann, Wie sehen die Insekten? Deutsche Rundschau. Bd. LXXXIII. 1895.

W. M. Wheeler, On the founding of colonies by Queen Ants, with special reference to the parasitic and slave-making species. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. Vol. XXII. 1906.

H. Wünn, Beobachtungen über eine in Mitteleuropa eingeschleppte Höhlenheuschrecke. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. Bd. V. 1909.

F. Zacher, Beitrag zur Kenntnis der Orthopteren Schlesiens. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. Bd. III. 1907.

C. Zimmer, Die Facettenaugen der Ephemeriden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXIII. 1898.

## Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärungen:

*bm*, Basalmembran;
*c*, Cornea;
*G.I*, erstes oder peripheres Opticusganglion;
*G.II*, zweites Opticusganglion;
*G.III*, drittes Opticusganglion;
*k*, Kristallkegel;
*kk*, Kristallzellkern;
*l*, Ligament;
*no*, Nervus opticus;
*P*, Hauptpigmentzelle;
*p*, Nebenpigmentzelle;
*Pzk*, Hauptpigmentzellkern;
*pzk*, Nebenpigmentzellkern;
*re*, Retinula;
*rh*, Rhabdom;
*rpzk*, Retinapigmentzellkern.

### Tafel IV.

Fig. 1. Ommatidium aus dem Auge von *Stylopyga orientalis* L. ♀ im Längsschnitt. Oc. 4, Obj. 4.

Fig. 2. Mehrere Ommatidien aus dem Auge von *Mantis religiosa* L. (Larve) im Längsschnitt. Oc. 4, Obj. A.

Fig. 3. Totalbild des Auges von *Dixippus morosus* Br. ♀. Oc. 1, Obj. 4.

Fig. 4. Vier Ommatidien aus dem Auge von *Caloptenus italicus* L. ♂ im Längsschnitt.

Fig. 5. Totalbild des Imagoauges von *Termes dives* Hagen. Oc. 1, Obj. A.

Fig. 6. Totalbild des Auges der Königin von *Termes bellicosus* Sm. Oc. 1, Obj. A.

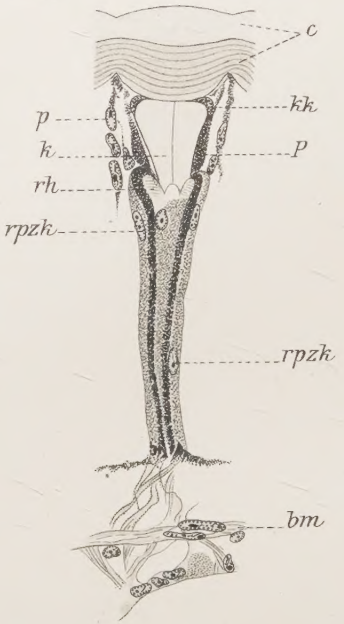
# Lebenslauf.

Ich, Karl Wilhelm Hermann Jörschke, ev.-luth. Konfession, wurde am 17. Juli 1888 zu Markkleeberg als Sohn des Pfarrers Hermann Jörschke († 1900) geboren. Vom sechsten Jahre an bis zum zehnten wurde ich von meinen Eltern unterrichtet. Ostern 1899 trat ich in die Quinta des König Albert-Gymnasiums zu Leipzig ein, das ich Ostern 1907 mit dem Zeugnis der Reife verließ. Ich bezog sodann die Universität Leipzig, um mich dem Studium der Naturwissenschaften zu widmen. Ostern 1908 besuchte ich auf ein Semester die Universität Greifswald, hierauf setzte ich meine Studien an der Universität Leipzig fort.

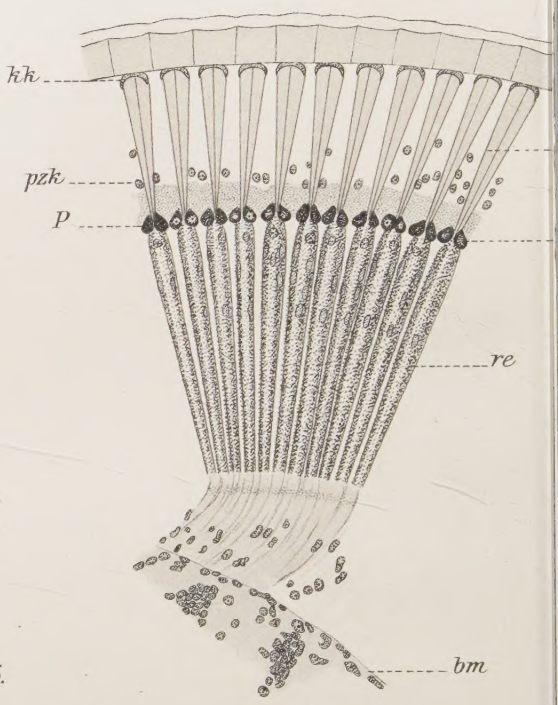
Meine akademischen Lehrer waren: Barth, Chun, Correns, Credner †, Dittler, Fischer, Hantzsch, Heinze †, Hempelmann, Jaekel, Jungmann, Miehe, Milet, W. Müller, Ostwald, Pfeffer, Simroth, Spranger, Steche, zur Strassen, Wagner, Wiener, Woltereck, Wundt.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig

1.



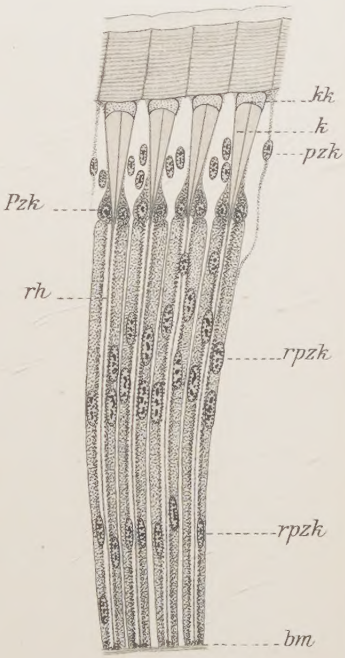

2.




5.

3.

4.




6.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

m in Leipzig und Berlin.